

THESE

présentée devant

L'ECOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE DE RENNES

POUR OBTENIR LE TITRE DE DOCTEUR DE L'ENSAR

Mention : Biologie et Agronomie

Par

Ali Angokaï MOUSSA

**Analyse agro-physiologique de la réponse du cotonnier
(*Gossypium hirsutum*) aux dégâts de lépidoptères carpophages
dans les savanes du Nord Cameroun**

Préparée aux laboratoires :

- Agronomie Coton du Centre International de Recherche Agronomique pour le Développement, Montpellier - France
- Sciences du Végétal de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes - France

Soutenue le 30 juin 2006 devant le jury composé de :

MM.

- | | | |
|-------------------|--------------------------------------|--------------------|
| - B. NEY | Professeur, INA-PG | Rapporteur |
| - J-L. REGNARD | Professeur, ENSA Montpellier | Rapporteur |
| - A. BOUCHEREAU | Professeur, Université de Rennes I | Président |
| - M. CRETENET | Chercheur, CIRAD-CA | Examineur |
| - L. SEINY BOUKAR | Coordinateur Général, PRASAC (Tchad) | Examineur |
| - P. LETERME | Professeur, Agrocampus Rennes | Directeur de thèse |

REMERCIEMENTS

Les études expérimentales ont été réalisées dans le cadre d'une collaboration entre l'IRAD (Institut de Recherches Agricoles pour le Développement) et la SODECOTON (Société de Développement du Coton du Cameroun).

Je voudrais en premier lieu, adresser mes remerciements aux principaux intervenants institutionnels. Je pense notamment à l'Ambassade de France au Cameroun, au CIRAD (Centre de Coopération Internationale en recherche Agronomique pour le Développement), à la SODECOTON, et au PRASAC (Pôle de Recherche Appliquée au développement des Savanes d'Afrique Centrale) pour leur soutien financier et matériel.

Je tiens à remercier mon employeur, l'IRAD, pour m'avoir permis d'améliorer mes compétences afin de mieux répondre aux attentes du secteur agricole.

Parmi les principaux intervenants scientifiques, je tiens à remercier particulièrement Philippe Leterme, pour avoir accepté d'encadrer ce travail, et de m'avoir permis de mieux percevoir la cohérence de l'ensemble de mes résultats. J'exprime ma profonde gratitude à Michel Crétenet, pour avoir initié et suivi de très près ce travail, pour la confiance qu'il m'a toujours témoignée, ses nombreux conseils scientifiques et sa disponibilité. Un grand merci aux chercheurs du CIRAD : Eric Gozé, Eric Jallas, Pascal Clouvel, Christian Gaborel, Samuel Nibouche, Tuong-Vi Cao, Pierre Martin, Thierry Brevault, Hervé Guibert, Marc Jean Lacape, et aux chercheurs de l'IRAD : Célestin Klassou et Jacques Beyo pour les riches échanges scientifiques.

Que tous les techniciens et agents de l'IRAD qui ont apporté leur contribution à ce travail trouvent ici l'expression de ma reconnaissance. Qu'ils veuillent bien m'excuser de ne pas les citer.

J'adresse spécialement mes remerciements à Bertrand Ney et à Jean-Luc Regnard pour avoir accepté la charge de rapporter cette thèse malgré leurs nombreuses obligations. Je remercie également Lamine Seiny Boukar pour avoir bien voulu jouer le rôle d'examineur pour la soutenance.

Je n'oublie pas ma petite famille, Florence et Marielle. Qu'elles veuillent me pardonner mes fréquentes absences, aussi bien physique que d'esprit, pendant toutes ces années de thèse. J'adresse également mes remerciements à ma belle-famille, Pierre et Danielle, puis à Andréa pour la relecture du manuscrit. Un merci tout particulier à Liliane, Josselin et Jeanine pour leur sympathie et leurs aides sur le plan administratif.

Enfin, je dédie cette thèse à ma mère, à mes frères et sœurs, et à la mémoire de mon père.

SOMMAIRE

I. INTRODUCTION **1**

I.1. LE PROBLEME DES RAVAGEURS EN CULTURE COTONNIERE	1
I.2. NUISANCE ET MODALITES DE CONTROLE DES LEPIDOPTERES CARPOPHAGES DANS LES SYSTEMES COTONNIERS D'AFRIQUE.	2
I.2.1. NUISANCE DES INSECTES	2
I.2.2. METHODES DE LUTTE CONTRE LES CHENILLES DE LA CAPSULE	5
I.3. VERS UNE PROTECTION PHYTOSANITAIRE INTEGRANT LES MECANISMES DE REGULATION NATURELLE PAR LA PLANTE	6
I.2. OBJECTIFS ET DEMARCHE	7

II. PLACE DU COTON DANS L'ECONOMIE AFRICAINE ET DANS LES EXPLOITATIONS AGRICOLES DES ZONES DE SAVANE **10**

II.1. IMPORTANCE DU COTON DANS L'ECONOMIE DES PAYS PRODUCTEURS	10
II.2. ROLE STRATEGIQUE DU COTON DANS LE DEVELOPPEMENT AGRICOLE DANS LES SAVANES AFRICAINES	10
II.3. LES EXPLOITATIONS AGRICOLES DANS LA ZONE COTONNIERE DU NORD CAMEROUN	13
II.3.1. ZONAGE AGRICOLE ET PASTORALE	13
II.3.2. CARACTERISTIQUES ET PERFORMANCE DES EXPLOITATIONS AGRICOLES	16
II.3.3. CALENDRIER AGRICOLE DES PRINCIPALES CULTURES VIVRIERES ET CONSEQUENCES SUR LA CONDUITE DU COTONNIER	19
II.3.3.1. Périodes de semis des cultures vivrières	19
II.3.3.2. Modèles intensifs de conduite technique du cotonnier	21
II.3.3.2.1. Choix variétal	21
II.3.3.2.2. Travail du sol	21
II.3.3.2.3. Entretien et protection phytosanitaire	22
II.3.3.2.4. Fertilisation	23
II.3.4. CONCURRENCE POUR LE TRAVAIL AU SEIN D'UNE EXPLOITATION ET IMPACT SUR LA PRODUCTION COTONNIERE	23

III. LE COTONNIER ET SON INTERACTION AVEC LE MILIEU **26**

III.1. CROISSANCE, DEVELOPPEMENT ET PHYSIOLOGIE DU COTONNIER	26
III.1.1. ANATOMIE ET MORPHOLOGIE	26

III.1.2. MORPHOGENESE ET CROISSANCE	27
III.1.3. DEVELOPPEMENT VEGETATIF ET REPRODUCTEUR	29
III.1.3.1. Développement végétatif	29
III.1.3.2. Développement reproducteur	32
III.1.3.2.1. Développement d'un organe floral au niveau du phytomère reproducteur	32
III.1.3.2.2. Développement des organes fructifères à l'échelle d'une plante	34
III.1.4. PRODUCTION ET REPARTITION DES ASSIMILATS	36
III.1.4.1. Production des assimilats	36
III.1.4.2. Répartition des assimilats	38
III.1.4.2.1. Croissance potentielle d'un organe	38
III.1.4.2.2. Déterminants de l'allocation des assimilats aux puits	38
III.2. EFFETS DES FACTEURS DU MILIEU SUR LA CROISSANCE ET LE DEVELOPPEMENT DU COTONNIER	42
III.2.1. CONTRAINTE HYDRIQUE	42
III.2.2. CONTRAINTE MINERALE	43
III.2.3. CONTRAINTE BIOTIQUE	45
III.2.3.1. Incidence des dégâts de ravageurs sur le rendement	45
III.2.3.2. Hypothèses sur les mécanismes de compensation	47
IV. MATERIELS ET METHODES	49
IV.1. CONDITIONS PEDO-CLIMATIQUES	49
IV.1.1. LES SOLS	49
IV.1.2. LE CLIMAT	49
IV.2. ETAT HYDRIQUE DU SOL ET DU COUVERT	49
IV.3. DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX ET TRAITEMENTS ETUDIES	50
IV.3.1. DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX	50
IV.3.2. TRAITEMENTS ETUDIES	52
IV.4. ITINERAIRE TECHNIQUE	52
IV.5. CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT DE LA PLANTE	53
IV.5.1. DEVELOPPEMENT VEGETATIF	53
IV.5.2. DEVELOPPEMENT REPRODUCTEUR	54
IV.6. PRODUCTION A L'ECHELLE DU PLANT ET DE LA PARCELLE	55
<u>V. CROISSANCE, DEVELOPPEMENT ET COMPOSANTES DE RENDEMENT EN FONCTION DES NIVEAUX DE DEGATS D'INSECTE</u>	57

V.1. INTRODUCTION	57
V.2. CLIMAT ET DISPONIBILITE EN EAU	57
V.2.1. VARIABLES CLIMATIQUES	57
V.2.2. PLUVIOMETRIE ET ETAT HYDRIQUE DE LA CULTURE	59
V.3. CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT	63
V.3.1. CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT VEGETATIF	63
V.3.2. CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT REPRODUCTEUR	63
V.3.2.1. Mise en place des sites fructifères	63
V.3.2.2. Abscission des organes reproducteurs	69
V.3.2.3. NAWF, période de floraison utile et période de récupération	69
V.3.2.3.1. NAWF	69
V.3.2.3.2. Période de floraison utile et période de récupération	72
V.4. RENDEMENT EN COTON GRAINE ET SES COMPOSANTES	72
V.5. CARACTERISTIQUES TECHNOLOGIQUES DE LA FIBRE	82
V.6. CONCLUSION	82

VI. RESSOURCES CARBONEES ET AJUSTEMENT DE PUIITS REPRODUCTEURS SOUS LA CONTRAINTE BIOTIQUE

84

VI.1. INTRODUCTION	84
VI.2. ANALYSE DE L'OFFRE EN CARBONE	86
VI.2.1. PRODUCTION DE BIOMASSE PAR LE COUVERT VEGETAL	86
VI.2.2. PRODUCTION DE CARBONE A L'ECHELLE DE LA FEUILLE	87
VI.2.2.1. Croissance foliaire	88
VI.2.2.1.1. Rythme d'apparition des feuilles	88
VI.2.2.1.2. Vitesse d'expansion foliaire	92
VI.2.2.1.3. Profil de surface foliaire sur un plant	92
VI.2.2.1.4. Masse foliaire spécifique	94
VI.2.2.2. Production et utilisation du carbone par une feuille	94
VI.2.2.3. Effets des dégâts d'insectes sur la disponibilité en carbone	96
VI.2.3. COMPARAISON DES DEUX MODELES DE PRODUCTION DE CARBONE	96
VI.3. BESOINS EN CARBONE POUR LE DEVELOPPEMENT DES ORGANES REPRODUCTEURS	98
VI.3.1. METHODE D'ESTIMATION DE LA DEMANDE EN CARBONE	98
VI.3.2. FORCE DE PUIITS DES ORGANES FLORAUX ET FRUCTIFERES	98
VI.3.3. EFFETS DES DEGATS D'INSECTES SUR LES BESOINS EN CARBONE DES PUIITS REPRODUCTEURS	102
VI.4. RELATION ENTRE LA DISPONIBILITE EN CARBONE ET L'ABSCISSION DES ORGANES FLORAUX ET FRUCTIFERES	104

<u>VII. DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION</u>	<u>108</u>
VII.1. DEGATS D'INSECTES ET RENDEMENT EN COTON GRAINE	108
VII.2. DEGATS D'INSECTES ET DEVELOPPEMENT REPRODUCTEUR	108
VII.3. CROISSANCE VEGETATIVE, COMPETITION TROPHIQUE ET AJUSTEMENT DE PUIT	110
VII.3.1. CROISSANCE VEGETATIVE	110
VII.3.2. RESSOURCES CARBONEES ET AJUSTEMENT DE PUIT	110
VII.4. CONCLUSION GENERALE	113
<u>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</u>	<u>116</u>
<u>ANNEXES</u>	<u>128</u>
<u>RESUME</u>	<u>137</u>

I. INTRODUCTION

I.1. Le problème des ravageurs en culture cotonnière

La culture cotonnière est présente dans tous les continents, où elle est pratiquée dans des conditions très diverses. Cette culture est assurée en majorité (77%) par des petits producteurs dans les pays en développement, pour qui elle représente, le plus souvent, la principale voire l'unique source de revenus (Russell 2004). Il est alors très fréquent que les exploitations soient d'une superficie réduite (moins d'une dizaine hectares), comme dans le cas des pays africains et Asiatiques ou dans certaines régions cotonnières d'Amérique du sud. En revanche, elles couvrent plusieurs centaines, voire plusieurs milliers d'hectares, en Australie, aux États-Unis et dans des États Brésiliens (ICAC, 2002).

Le cotonnier est attaqué par un complexe parasitaire très diversifié et relativement cosmopolite (Matthews, 1994). Ce complexe est composé aussi bien d'espèces inféodées aux malvacées qu'aux autres familles botaniques voisines, et polyphages pour la plupart. A titre d'illustration, le complexe d'espèces des héliothis (*Heliothis* spp. et *Helicoverpa* spp.) s'attaque à de nombreuses plantes cultivées, susceptibles d'être associées au cotonnier dans divers systèmes de culture (Matthews, 1994), ce qui complique son contrôle. Ces insectes colonisent de nombreuses plantes hôtes non cultivées, qui peuvent ainsi jouer le rôle de plante relais, de zones refuges et influencer la dynamique spatio-temporelle de leurs populations (Showler et Greenberg, 2003). Divers insectes piqueurs suceurs sont responsables de la transmission de maladies bactériennes ou virales, de manifestations locales mais souvent sévères.

Si grâce aux progrès techniques, les rendements atteignent aujourd'hui des valeurs élevées, 650 à 700 kg de coton fibre par hectare en fonction des conditions climatiques, les pertes de récoltes dues aux bio-agresseurs (arthropodes et agents pathogènes) restent de l'ordre de 22% en dépit des moyens mis en œuvre (Oerke, 2004). Dans l'ensemble, la protection phytosanitaire représente à elle seule, 25 à 45% des coûts de production de la culture cotonnière selon les régions (ICAC, 1998) et constitue l'un des principaux facteurs limitants de la culture cotonnière.

Pour répondre à la demande croissante du marché international du coton fibre, il a fallu mettre au point des techniques de protection applicables à des systèmes de culture très diversifiés, relevant tant d'une agriculture productiviste, mécanisée et

intensive dans les pays développés, que d'une agriculture pluviale, extensive, attelée ou manuelle dans les pays du sud. La lutte chimique en culture cotonnière, plus que dans d'autres grandes cultures, fut longtemps considérée comme la méthode de protection phytosanitaire la plus appropriée, mais elle se heurte depuis plus d'une décennie à des problèmes économiques et surtout écologiques, en raison du développement des résistances des ravageurs aux matières actives appliquées et de la pollution des chaînes trophiques (Plapp *et al.*, 1990, Vaissayre *et al.*, 1998, Martin *et al.*, 2000).

I.2. Nuisance et modalités de contrôle des lépidoptères carpophages dans les systèmes cotonniers d'Afrique.

I.2.1. Nuisance des insectes

En Afrique sub-saharienne, des pertes importantes de récoltes et/ou de la qualité de la fibre sont dues aux lépidoptères (chenilles de la capsule et chenilles phyllophages), aux homoptères (pucerons, jassides et aleurodes) et aux hétéroptères (mirides et punaises vraies) (Vaissayre *et al.*, 2006). Parmi ces arthropodes déprédateurs très diversifiés, les lépidoptères carpophages dont les larves s'attaquent aux organes floraux et fructifères du cotonnier sont les plus importants (Renou et Deguine, 1992). Ce groupe d'insectes est principalement représenté par trois noctuelles en Afrique centrale : *Helicoverpa armigera* (Hübner), *Diparopsis watersi* (Rothschild) et le genre *Earias* (représenté par deux espèces difficilement discernables : *insulana* et *biplaga*). Une quatrième noctuelle, *Spodoptera littoralis* (Boisduval), est occasionnellement susceptible de produire des dégâts significatifs.

Helicoverpa armigera est une chenille polyphage parmi les plus dangereuses. On la rencontre en particulier sur les cultures maraîchères, sur les céréales, et sur des plantes spontanées. Elle est attirée par les cotonniers lors de la phase de formation de boutons floraux et de la floraison. Les femelles gravides viennent déposer leurs œufs sur les cotonniers, au sommet de la plante ou sur les bractées. Si les œufs ont pu échapper aux prédateurs, les chenilles néonates se déplacent activement vers les organes floraux fructifères auxquels elles vont s'attaquer (photos, annexe 1-1). Très agressives, ces chenilles n'hésitent pas à déloger les autres chenilles d'espèces de lépidoptères présentes sur les sites alimentaires.

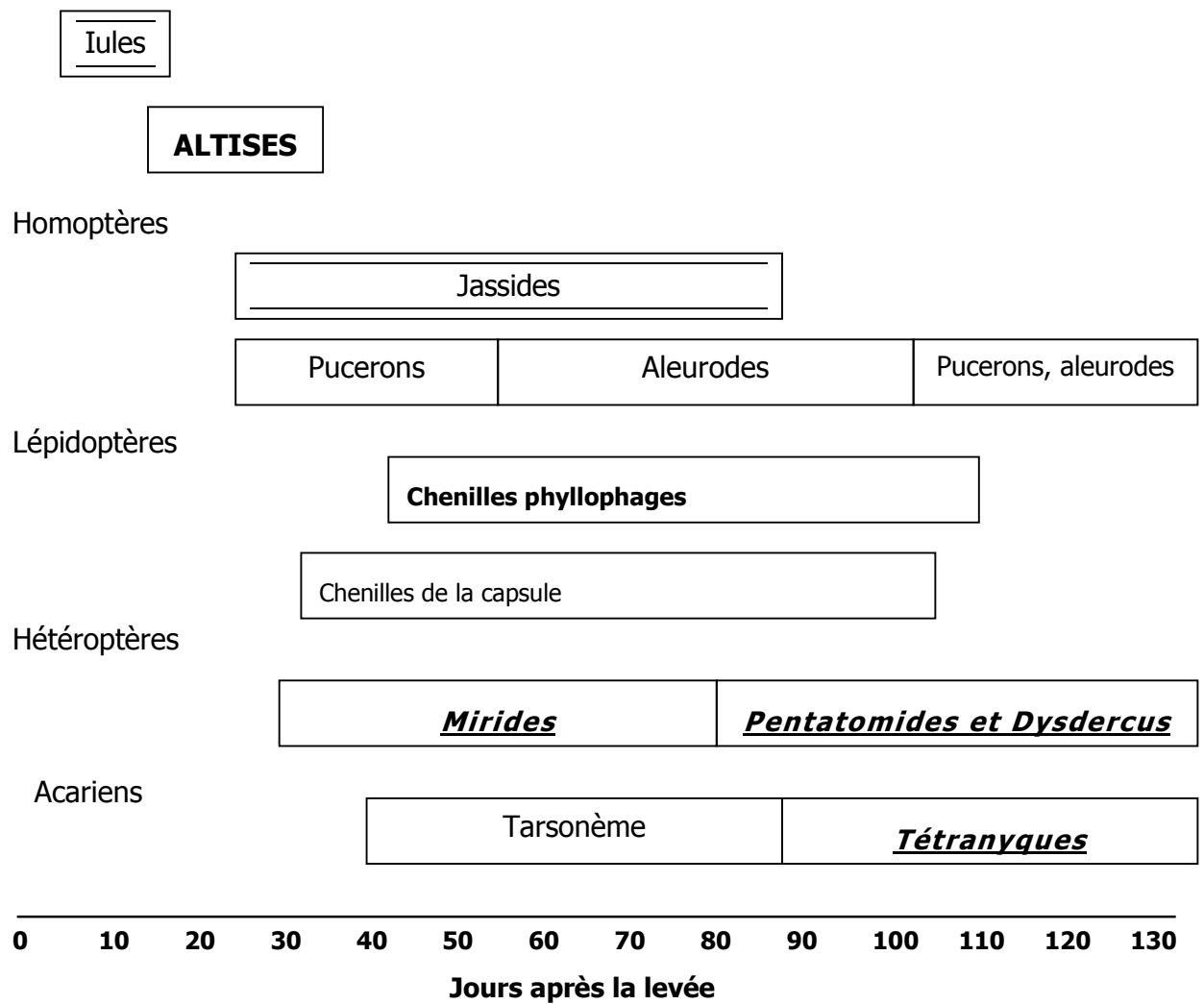


Figure 1-1 : Séquences parasitaires au cours du cycle du cotonnier en Afrique Sub-Saharienne (d'après Vaissayre M. et Cauquil 2000)

En fin de développement larvaire, la chenille descend dans le sol pour se nymphoser. Le cycle biologique dure de 25 à 30 jours. Trois générations peuvent donc se développer sur le cotonnier, tandis qu'en saison sèche, l'insecte recherchera les cultures maraîchères et d'autres plantes hôtes secondaires (Vaissayre et Cauquil, 2000).

Diparopsis watersi est une espèce monophage et par conséquent inféodée au cotonnier. L'œuf est de coloration bleutée. La chenille est peu caractéristique pendant les premiers stades larvaires, et prend ensuite une couleur de fond verdâtre sur laquelle se détachent, sur chacun des segments, trois traits rouges sub-parallèles (photo, annexe 1-2). *D. watersi* a l'habitude de rattacher par un fil de soie le bouton floral aux dépens duquel elle se nourrit. Après son abandon par la chenille, le bouton qui reste suspendu est révélateur de l'attaque de cet insecte. La nymphose a lieu dans le sol, où la chrysalide est protégée par une coque de terre.

Les chenilles du genre *Earias* sont représentées par deux espèces très proches. *E. insulana* est liée au malvales et vit en zones relativement sèches, tandis que *E. biplaga* est plus polyphage et préfère les régions plus humides des tropiques. Sur le cotonnier, les chenilles d'*Earias* peuvent apparaître en début de saison en mineuses de tiges, et provoquent alors des dégâts caractéristiques. Elles pondent ensuite sur les boutons floraux et les capsules. Moins vorace qu'*Helicoverpa*, la chenille d'*Earias* (photo, annexe 1-3) est cependant très régulièrement présente dans la culture sans atteindre de très fortes densités. Elle se nymphose sur le cotonnier sous la protection d'un cocon caractéristique, et il n'est pas rare de rencontrer des adultes se reposant pendant le jour sur des feuilles (Vaissayre et Cauquil, 2000).

La figure 1-1 présente les séquences parasitaires au cours du développement du cotonnier dans la zone sub-saharienne d'Afrique. On note que les plantes peuvent être attaquées par les chenilles de la capsule entre le 30ème et 110ème jour après la levée. Un suivi de la dynamique des lépidoptères carpophages en 1996, dans un réseau de 280 parcelles non traitées, réparties sur l'ensemble de zone cotonnière du Cameroun, a permis de situer leurs périodes d'occurrence par rapport à la saison pluvieuse (IRA, 1996). Les résultats ont révélé que *Helicoverpa armigera* et *Diparopsis watersi* sont présents entre début août et fin novembre, et les pics d'infestations (17000 chenilles/ha en moyenne) se situent entre le 15 septembre et le 27 octobre. *Earias*

spp. est présente à la même période que les chenilles précédentes, mais les dates d'apparition de son pic d'infestation sont très variables en fonction des régions.

1.2.2. Méthodes de lutte contre les chenilles de la capsule

Le contrôle de ces chenilles repose essentiellement sur un programme de lutte chimique sur calendrier où la nature des traitements (types d'insecticides et doses) ainsi que leur fréquence sont fixées en début de saison pluvieuse. Ces programmes comprennent un nombre restreint de traitements (4 à 7 selon les zones parasitaires et les dates d'implantation de la culture) et ont l'avantage d'être relativement simples à vulgariser. Mais, ils présentent l'inconvénient de ne pas permettre un usage suffisamment raisonné des insecticides, du fait de leur caractère prédéfini qui ne peut garantir une adéquation entre les traitements insecticides et l'état sanitaire réel de la parcelle à protéger. Basés sur des niveaux moyens de pression de ravageurs, ces traitements sur calendrier (excepté la lutte étagée ciblée (LEC), annexe 1-4) peuvent s'avérer insuffisants lorsque la pression des ravageurs est forte, voire inutile dans le cas extrême où les ravageurs sont absents. Au-delà des conséquences économiques (augmentation des coûts de production) et environnementales (pollution), l'usage fréquent et peu raisonné des insecticides depuis une trentaine d'année affecte fortement les populations de la faune utile, et continue à engendrer des mécanismes de résistance chez certaines espèces de ravageurs en Afrique de l'Ouest (Martin *et al.*, 2000). La remise en cause de lutte chimique en raison de ses conséquences désastreuses sur l'écosystème n'est pas récente. Elle a débuté dès les années 80 avec l'apparition des résistances des ravageurs aux organochlorés et aux carbamates, mais les solutions alternatives (lâchers inondatifs d'entomophages et applications d'agents entomopathogènes) envisagées à l'époque, se sont révélés infructueuses sur le plan technique, et impuissantes sur le plan économique face aux innovations de l'industrie agrochimique (Vaissayre, 2006). Aujourd'hui, la faiblesse des cours mondiaux de la fibre de coton due notamment aux fortes subventions de l'agriculture dans les pays développés, et le manque d'intérêt affiché par les firmes phytosanitaires (en raison des faibles marges bénéficiaires procurées par la filière cotonnière Africaine), au moment où les résistances d'*Helicoverpa armigera* (Hübner) progressent, font de la lutte chimique, un sujet très préoccupant.

I.3. Vers une protection phytosanitaire intégrant les mécanismes de régulation naturelle par la plante

La situation de crise que traverse la filière cotonnière Africaine, du fait de la baisse des cours de la fibre sur le marché international, s'est traduite depuis les années 1990 par une volonté de baisser les coûts de production en général, et de ceux des pesticides en particulier. Diverses stratégies ont permis de réduire la dépendance de la culture cotonnière vis-à-vis de la lutte chimique dans les pays de grande culture mécanisée. Elles consistent en la mise en œuvre d'une ou plusieurs méthodes de lutte (lutte autocide, biologique, biophysique, génétique) associées ou non à des directives agronomiques visant les dates de semis et de récolte, la gestion de la fumure et des herbicides, les capacités de compensation de la plante, l'enfouissement des tiges après la récolte (Annexe 1-5). Toutes ces méthodes alternatives visent à modifier la dynamique de population des ravageurs, et par conséquent à réduire la pression de sélection exercée par les insecticides. Au-delà de la nécessité d'une parfaite maîtrise de la biologie et de la dynamique des populations des bio-agresseurs, l'application de ces méthodes implique une bonne connaissance du fonctionnement des agroécosystèmes en général, et une meilleure compréhension des interactions plante / milieu en particulier. Le succès de ces innovations techniques passe également par l'adhésion de tous les acteurs de la filière et par un accompagnement technique des praticiens.

Dans le contexte africain où la culture cotonnière est menée par de petits agriculteurs, souvent illettrés et bénéficiant d'un encadrement technique parfois très limité, ces stratégies de lutte intégrée dans les pays développés ne peuvent pas être transposées telles quelles. Toutefois, le contrôle des résistances par de bonnes pratiques post-récolte peuvent être appliquées sans trop de difficulté. En matière de seuil d'intervention, les récents travaux de couplage d'un modèle de croissance du cotonnier (Cotons®) (Jallas *et al.*, 1999) avec un modèle démographique et alimentaire des lépidoptères carpophages (Simbad), laissent entrevoir des possibilités d'utilisation rationnelle des insecticides (Nibouche *et al.*, 2003). Plusieurs initiatives visant à remplacer les programmes sur calendrier par des interventions sur seuil d'infestation (Javaid, 1990; Brettell, 1983) avaient été entreprises par le passé avec un succès mitigé. L'une des principales raisons d'échec de ces programmes de lutte chimique sur seuil, concerne le critère de décision qui était exclusivement basé sur l'observation des

ravageurs au champ, sans se préoccuper des dégâts réels occasionnés par ces déprédateurs. En effet, dans le cas du cotonnier, l'impact des ravageurs sur la production ne dépend pas simplement des taux de présence des bio-agresseurs (niveau d'infestation) dans la parcelle, mais des dommages réels occasionnés sur la plante, et surtout de la réponse de cette dernière à la contrainte subie. Ainsi, les conséquences d'une attaque de chenilles de la capsule en terme de rendement final seront plus ou moins importantes selon que la plante pourra ou non compenser les pertes d'organes fructifères. Cette aptitude du cotonnier à la compensation est tributaire des conditions du milieu (sols, climat), des techniques culturales, de la nature et de l'âge des d'organes attaqués (organes floraux ou capsules), et du stade phénologique de la plante au moment de l'infestation (Sadras, 1995).

A l'instar des autres plantes à croissance indéterminée comme le pois, le cotonnier produit plus de boutons floraux qu'il ne peut en retenir jusqu'à la maturité physiologique même en l'absence de toute contrainte biotique (Mauney, 1986). C'est ce caractère indéterminé qui confère à la plante une certaine tolérance (capacité de compensation) vis-à-vis des dégâts de ravageurs (Trumble *et al.*, 1993, Kennedy *et al.*, 1986, Stewart *et al.*, 2001).

I.2. Objectifs et démarche

Des travaux en cours au CIRAD (Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement) et à l'IRAD (Institut de Recherche Agricole pour le Développement) visent à mettre au point des seuils d'interventions contre les lépidoptères carpophages. L'approche est basée sur l'utilisation d'un modèle CotonSimbad[®] associant un modèle mécaniste de la croissance du cotonnier et un modèle démographique et alimentaire des chenilles de la capsule. Au-delà des aspects plus spécifiquement liés aux ravageurs (démographie, préférences alimentaires, voracité...), cette approche requiert un modèle-plante capable de reproduire le fonctionnement du cotonnier sous la pression des ravageurs dans les conditions de culture africaine. Pour ce faire, une meilleure compréhension des bases physiologiques de la réponse du cotonnier aux dégâts d'insectes, dans ces zones, s'avère nécessaire.

Cette étude a pour objectif, d'analyser le fonctionnement du cotonnier sous la contrainte biotique, en vue de contribuer à l'élaboration des stratégies de lutte chimique sur seuil d'intervention.

Il s'agit plus spécifiquement dans cette étude :

- d'évaluer l'aptitude de la variété camerounaise (Irma A1239) à compenser les pertes d'organes floraux induits par une attaque de lépidoptères carpophages en fonction des conditions climatiques,
- d'analyser la dynamique de développement végétatif et reproducteur sous la contrainte biotique afin de déterminer les mécanismes physiologiques qui sous-tendent la compensation,
- d'étudier l'incidence des dégâts d'insectes sur la production et la répartition des ressources carbonées au sein de la plante,
- d'analyser les relations trophiques entre sources et puits reproducteurs en fonction de la contrainte biotique, puis d'évaluer les conséquences de cette compétition trophique en terme d'abscission des organes floraux et fructifères.

Après avoir précisé la place du coton dans les systèmes de production des zones de savane africaine, et dans l'économie nationale des pays producteurs (Chapitre 2), nous consacrerons le chapitre 3 à la synthèse bibliographique sur le fonctionnement de la plante en conditions optimales, et sous contraintes biotiques et abiotiques. Dans le chapitre 4 seront présentés le matériel et les méthodes utilisées. Le chapitre 5 sera dédié à l'analyse des effets des dégâts d'insectes sur (i) la dynamique de développement végétatif et reproducteur, (ii) les composantes de rendements en coton graine, et (iii) sur la qualité de la fibre. L'incidence des dégâts d'insectes sur la régulation trophique (production et répartition d'assimilats), et les conséquences de cette régulation en terme d'abscission des organes reproducteurs, seront abordées dans le chapitre 6. Une discussion générale des résultats fera l'objet du chapitre 7.

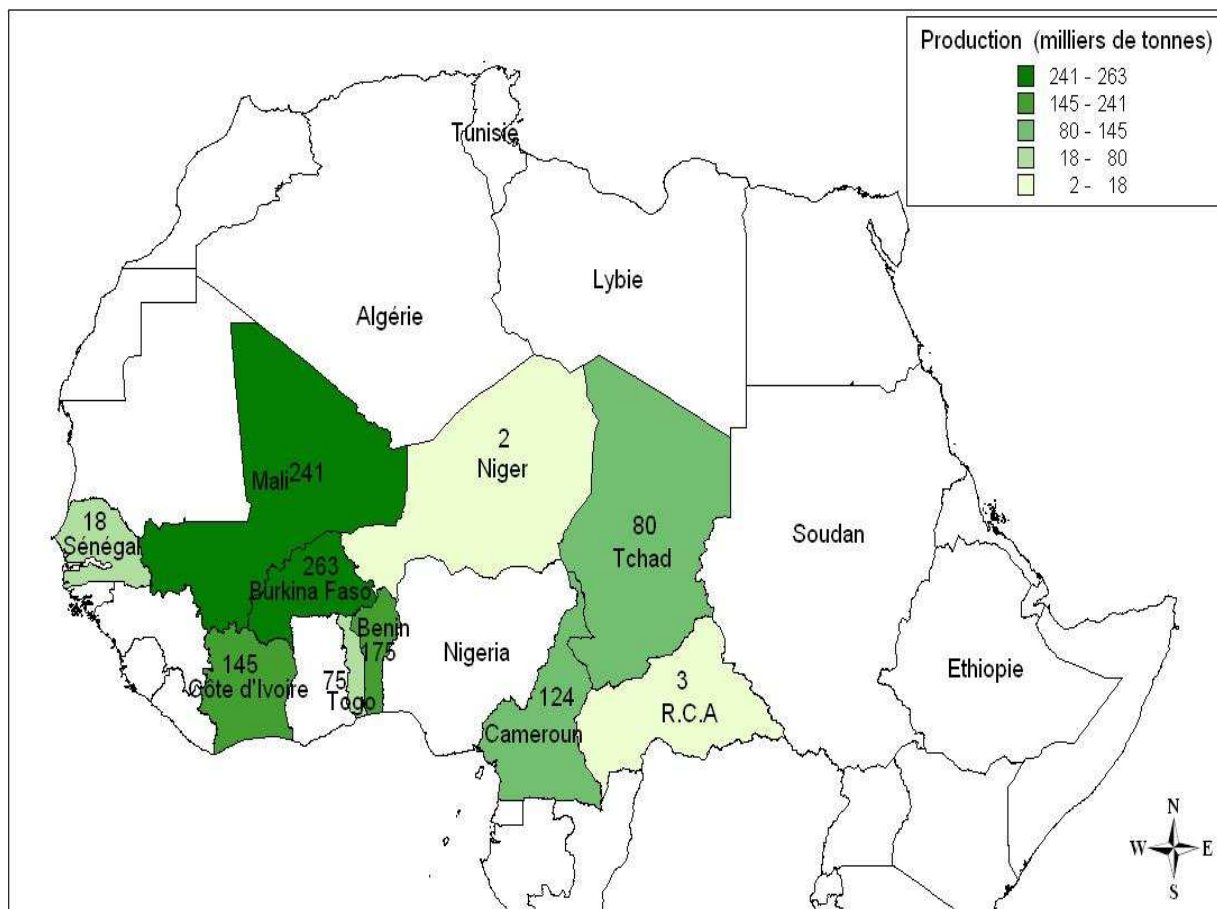


Figure 2-1 : Production de fibres de coton en Afrique du Centre et de l'Ouest en 2005. *Source : ICAC, 2005.*

II. PLACE DU COTON DANS L'ECONOMIE AFRICAINE ET DANS LES EXPLOITATIONS AGRICOLES DES ZONES DE SAVANE

II.1. Importance du coton dans l'économie des pays producteurs

En Afrique, plus d'une trentaine de pays sur les 53 états que compte le continent, produit du coton. Sur une production mondiale estimée à 25 millions de tonnes de fibre en 2004-2005, l'Afrique dont les principaux producteurs sont présentées dans la figure 2.1 a contribué à hauteur de 2 millions de tonnes (ICAC, 2005). La culture cotonnière est le moteur du développement économique pour l'Afrique francophone. Elle occupe une place importante dans l'économie des principaux pays producteurs. Exporté à plus de 95%, le coton africain représente près de 20% des exportations mondiales, ce qui place le continent au rang de 2^{ème} exportateur mondial après les Etats-Unis. Cette spéculation contribue à près de 3.8 % du PIB au Bénin, et à 3.5% de celui du Burkina Faso pour ne citer que ces 2 exemples. Cela représente 75% des recettes d'exportations du Bénin, et 60% de celles du Burkina Faso (IFDC¹, communication personnelle). En comparaison avec d'autres produits agricoles, le coton occupe le troisième rang des produits agricoles d'exportation après le cacao et le café.

II.2. Rôle stratégique du coton dans le développement agricole dans les savanes Africaines

En dépit des reformes institutionnelles (libération, privatisation des sociétés cotonnières) en cours dans certains pays (Zoundi *et al.*, 2006), la filière cotonnière demeure une voie d'accès au progrès technique, aux équipements ainsi qu'aux infrastructures à travers :

- des services efficaces en amont et en aval de la production, services qui vont de l'approvisionnement en intrants et petits matériels à l'accès au crédit pour les activités telles que l'élevage ou les équipements de traction animale. La construction et l'entretien du réseau routier réalisés totalement ou partiellement par les sociétés cotonnières facilitent également le transport des autres produits agricoles.
- Une recherche-développement répondant aux contraintes et objectifs des agriculteurs. Des concertations périodiques sont instituées entre la recherche, les sociétés cotonnières et les organisations de producteurs. Ces rencontres permettent un

¹ Centre International pour la fertilité des sols et le Développement Agricole.

meilleur pilotage des activités de recherche-développement à travers des contrats-programmes. Elles ont permis de bâtir des systèmes de culture autour de techniques d'assolement et de rotation (coton – céréales - légumineuses), avec une intégration de l'élevage qui procure la force de traction et les fertilisants organiques (Hussein *et al.*, 2005).

- un conseil agricole rapproché qui prend en compte l'ensemble du système de production. Les exploitations familiales bénéficient d'un service d'encadrement qui assure la formation et la vulgarisation des techniques de productions végétales (coton, céréales, oléagineux) et animales (bovins, caprins, ...).

Dans le cas plus spécifique du Cameroun, la filière cotonnière fortement intégrée se compose de (i) la Société de Développement du Coton (Sodécoton) dont le capital est détenu par l'état Camerounais et par la société Dagrís (Développement des Agro-Industries du Sud, ex-Compagnie française de développement des textiles) partenaire technique français (Dagrís) détenant une part minoritaire), de (ii) L'organisation des Producteurs de Coton du Cameroun (OPCC) regroupant un grand nombre de groupements villageois, et de (iii) et de la Compagnie industrielle du Cameroun (Cicam).

La Sodécoton dispose d'une organisation complète assurant de nombreuses fonctions depuis la production (fourniture d'intrants et de crédit, conseils et la commercialisation primaire du coton-graine auprès des agriculteurs) jusqu'à la transformation du coton-graine (par égrenage, trituration..) et la vente de produits finis ou semi-finis (fibre, tourteaux pour l'alimentation du bétail, huile de table). La fibre produite est exportée à plus de 95% et le reste est utilisé par la Cicam).

Bien que certaines tâches soient réalisées par les groupements de producteurs autogérés (GPA), l'essentiel de l'encadrement technique des agriculteurs sur le terrain est principalement assuré par la Sodécoton à travers un dispositif très structuré aux différentes échelles : du « marché » placé sous la responsabilité d'un surveillant de culture, à la direction de la production agricole (DPA), en passant par des services intermédiaires dénommés zone, secteur et région par ordre croissant d'importance. L'encadrement concerne aussi bien la culture cotonnière que les cultures vivrières (maïs, sorgho, arachide, niébé...). Des opérations concernant l'élevage sont également assurées (encadrement et fourniture de produits et aliments). Chaque année, la

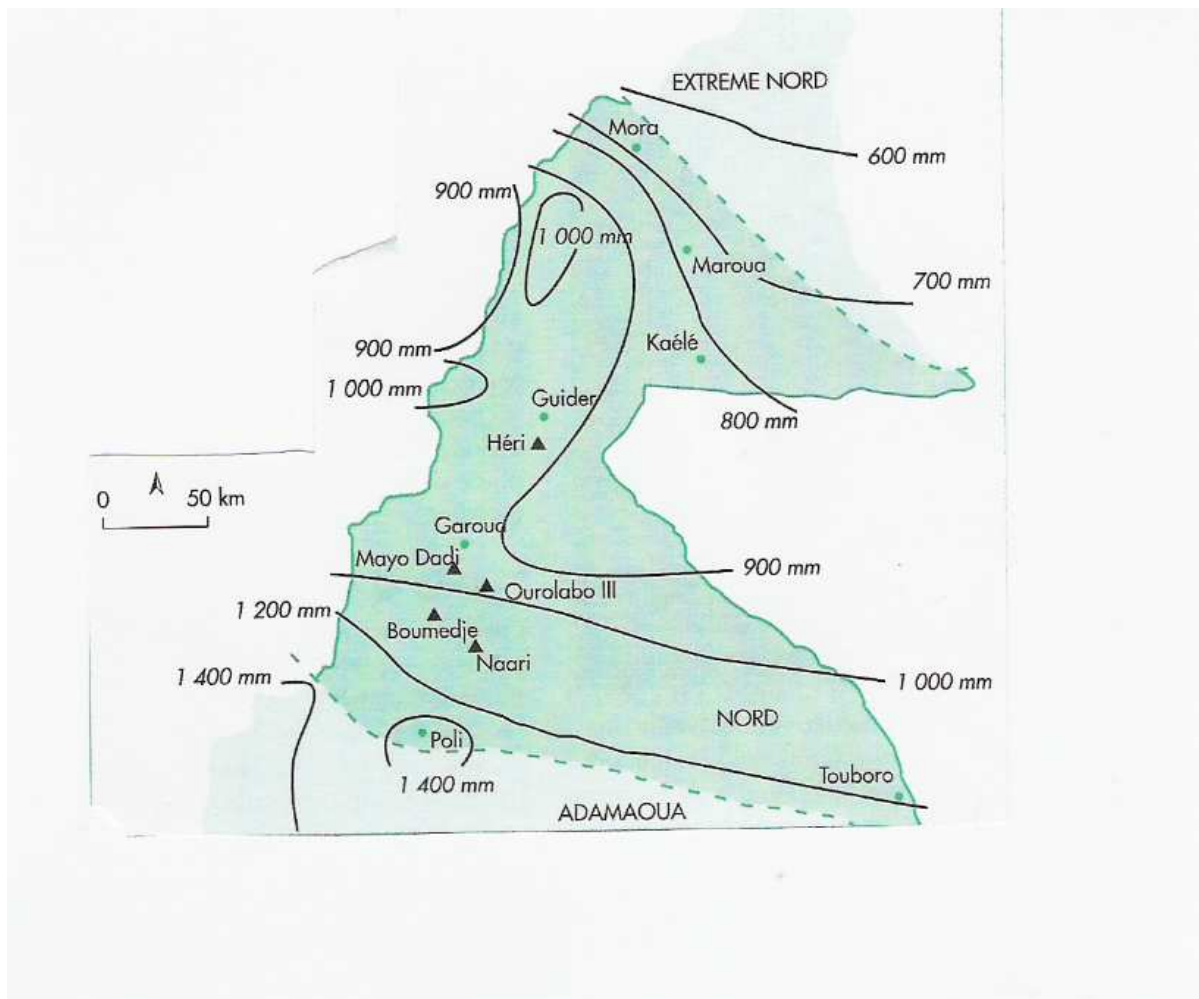


Figure 2-2 : Répartition spaciae de la pluviométrie moyenne annuelle au Nord Cameroun (d'après M'Biandoum 1990)

société cotonnière met à disposition des producteurs des crédits de campagne pour l'acquisition des engrais, insecticides, herbicides, appareils de traitements et matériels d'attelage. Les montants ainsi alloués sont retenus lors de la vente du coton-graine exclusivement assurée par la Sodécoton, selon un système de caution solidaire (les crédits ne sont accordés qu'aux paysans inscrits dans un groupement de producteurs qui s'engage à rembourser la totalité des prêts accordés à ses membres, même si certains se révèlent insolvable à l'issue de la campagne). Depuis la création de l'OPCC en 2001, en prévision de l'acquisition d'une partie du capital de la société cotonnière par les producteurs en cas de privatisation, la Sodécoton se désengage progressivement des activités d'encadrement et de commercialisation primaire de coton-graine.

II.3. Les exploitations agricoles dans la zone cotonnière du Nord Cameroun

II.3.1. Zonage agricole et pastorale

Le Nord Cameroun comprend les provinces administratives de l'Adamaoua, du Nord et de l'Extrême-Nord, et occupe une superficie de 164 000 km², représentant 35% du territoire camerounais. Il est situé entre 6° et 13° de latitude Nord et entre 9° et 15° de longitude Est en zone soudanienne et soudano-sahélienne (Roupsard, 1987).

Dans cette région, sont cultivés principalement le coton et les céréales. Des activités de pêche et d'élevage y sont aussi pratiquées.

La zone cotonnière, d'une superficie de 85 000 km², s'étend sur les provinces du Nord et de l'Extrême-Nord entre les isohyètes 700 et 1 200 mm (figure 2-2). En 2004/2005, 250 000 tonnes de coton graine ont été produites par près de 400 000 planteurs sur une superficie d'environ 200 000 ha (Sodécoton 2005). La zone cotonnière regroupe différentes situations agricoles et pastorales. Dugué et al. (1994) ont distingué sept zones à partir des critères relatifs à la démographie, la végétation, le climat, le sol, le système de production et l'environnement socio-économique (figure 2-3).

La zone 1 (sud du Bassin cotonnier), peu peuplée (5 à 10 habitants/km²), dispose d'importantes réserves en terres agricoles. Les parcs et les réserves de chasse y occupent une place importante. La pluviométrie (1 000 à 1 200 mm de pluie par an) est favorable aux céréales (maïs) et au coton. L'élevage transhumant est limité au sud par la trypanosomiase.

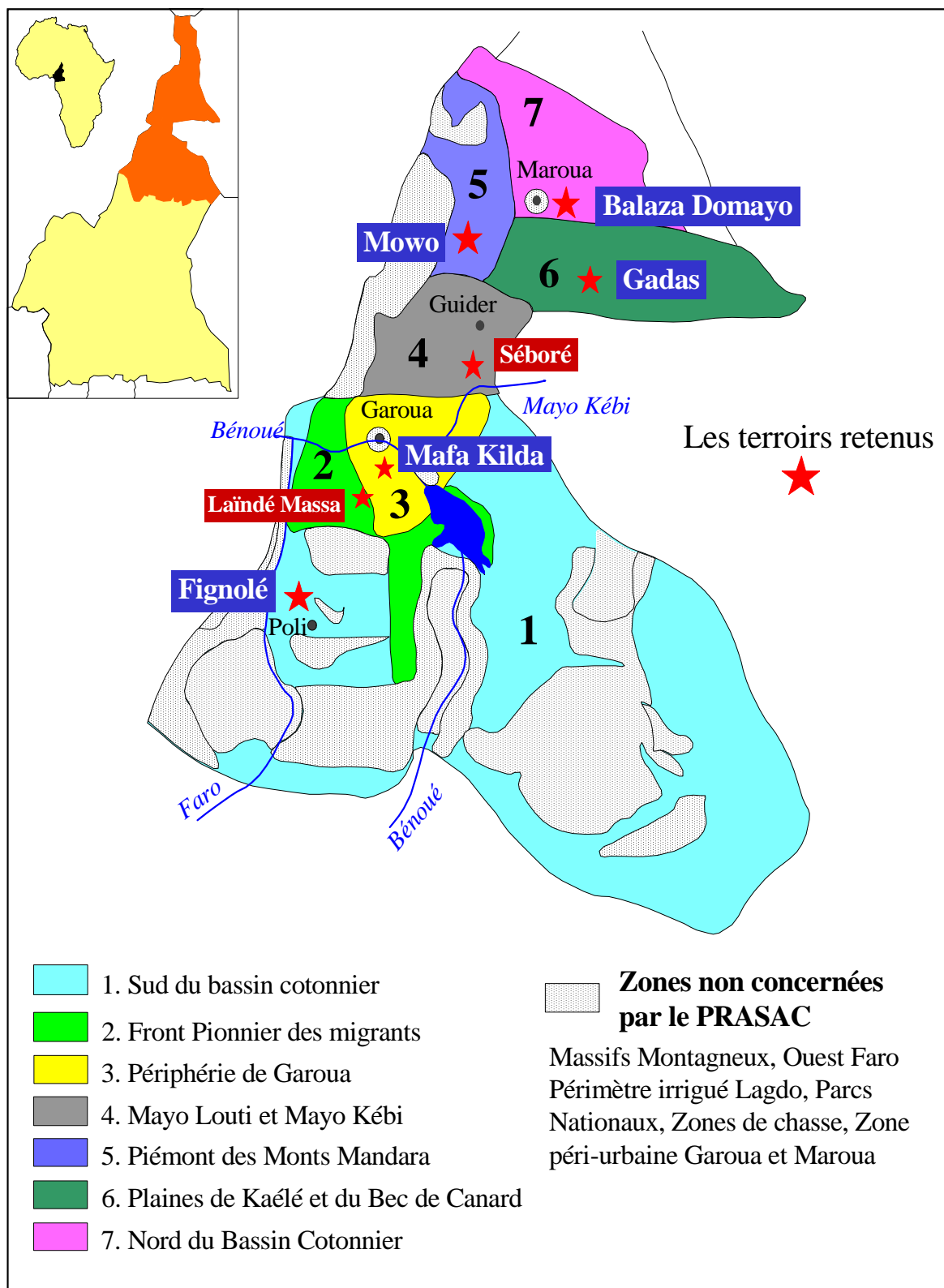


Figure 2-3 : Zonage du bassin cotonnier du Nord-Cameroun (Dugué et al 1994 ; PRASAC 1999)

La zone 2 (Front pionnier des migrants), peu saturée (5 à 20 habitants/km²), accueille beaucoup de migrants le long des axes routiers, d'où de plus en plus de conflits avec les éleveurs. La pluviométrie (900 à 1 000 mm de pluie par an) est favorable aux céréales et au coton. L'emploi des herbicides et la traction bovine progressent. L'élevage transhumant est pratiqué dans les zones non défrichées.

La zone 3 (périphérie de Garoua), en cours de saturation (20 à 60 habitants/km²) et de dégradation, accueille peu de migrants. Les nouveaux défrichements se font au détriment des zones de parcours. Le climat (900 à 1 000 mm de pluie par an), favorable au coton, aux céréales et à l'arachide, connaît des périodes de sécheresse en juin. L'élevage bovin sédentarisé est important, les petits ruminants sont de plus en plus nombreux, et l'élevage porcin s'implante. La proximité de Garoua, favorable à une diversification (riz, manioc, maraîchage), est une source de conflits fonciers entre les ruraux et les urbains.

La zone 4 (Mayo Louti et Mayo Kébi) est saturée (40 à 80 habitants/km²) et accidentée. Le climat (900 mm de pluie par an) permet les cultures de sorgho, d'arachide et de coton, et un peu d'oignon. Des risques de sécheresse existent en juin. L'élevage bovin est sédentarisé, et parfois intégré à l'exploitation. Les petits ruminants sont nombreux. Près d'un tiers des exploitations possèdent la traction animale. Le bon état des routes et des pistes facilite l'accès au marché.

La zone 5 (Piémonts des monts Mandara) est saturée (50 à 100 habitants/km²). La dégradation des terres est importante en amont des piémonts. La pluviométrie est aléatoire et limitante (moins de 800 mm par an). Peu d'élevage sédentaire, mais des conflits éclatent souvent avec les éleveurs transhumants. Les cultures de base sont le sorgho, l'arachide et le coton, et l'oignon dans quelques sites.

La zone 6 (Plaines de Kaélé et du Bec de Canard) est saturée (50 à plus de 100 habitants/km²). Dans le Bec de Canard, des zones sont encore défrichées pour le muskwari (sorgho de contre saison). Sur les terres exondées, alternent des sols vertiques propices au muskwari, des sols ferrugineux plus sableux pour les cultures de saison des pluies (sorgho, niébé, coton) et des sols halomorphes stériles (*hardé*) réservés aux pâturages. La pluviométrie (700 à 800 mm) est aléatoire et limitante pour les cultures. L'élevage est développé dans la plaine de Kaélé, avec le parage des

troupeaux et l'utilisation de la fumure organique. La traction bovine est largement répandue.

La zone 7 (Nord du bassin cotonnier) est saturée (50 à plus de 100 habitants/km²). La location des terres cultivées est courante. La pluviométrie (moins de 700 mm) est un facteur limitant pour toutes les cultures. Localement, la culture d'oignon et l'arboriculture se développent. L'élevage traditionnel est limité par le manque de parcours. La transhumance de saison des pluies va vers Mindif et les montagnes, et celle de saison sèche vers les yaérés (points d'eau).

II.3.2. Caractéristiques et performance des exploitations agricoles

Les enquêtes réalisées entre 1999 et 2001 ont permis d'analyser la structure des exploitations et leur performance dans les différentes zones identifiées par Dugué et al. (1994). Il en ressort qu'une exploitation moyenne comprend 5 à 6 personnes dont 3 actifs. Les activités qui y sont pratiquées portent essentiellement sur la production végétale avec une superficie cultivée réduite (2,3 hectares par exploitation), et stable d'une année à l'autre. L'élevage (1 bovin, 4 petits ruminants, 0,6 porcs par exploitation) et la traction animale (0,4 bovins de trait, 0,45 charrues par exploitation) sont peu développés. La productivité du travail demeure faible (0,7 à 0,8 ha/actif), mais les échanges de travail entre exploitations (traction animale, main d'œuvre salariée, entraide) sont très répandus. La saison agricole étant relativement courte (mai à décembre), des activités extra-agricoles sont souvent pratiquées pendant la saison sèche (Havard et Abakar, 2002).

L'assolement est principalement centré sur les céréales (sorgho, maïs, riz, muskuwaari) qui représentent 50 à 60% des superficies, le coton qui occupe 30% des surfaces, et les légumineuses avec 18%. Les autres cultures (maraîchage, cultures des bas fonds comme la canne à sucre, la banane, le manioc, le taro, sésame, voandzou...) sont marginales, mais elles représentent des opportunités intéressantes pour certaines exploitations. Les rendements observés sont relativement faibles : 950 Kg/ha de coton graine, 2 100 Kg/ha de maïs, 850 Kg/ha de sorgho, 470 Kg/ha de muskwari, 1 800 Kg/ha d'arachide coque. Ils peuvent beaucoup varier d'une année à l'autre, à cause des aléas climatiques. Les variations des prix des productions végétales influencent les paysans pour la répartition des cultures dans l'assolement. La

production moyenne de céréales, comprise entre 210 et 250 kg/personne/an, couvre juste les besoins alimentaires en céréales estimés par la FAO à 200 kg/personne/an. Il en résulte que 50 à 60 % des exploitations ne sont pas en mesure de couvrir leurs besoins en céréales à partir de leur propre production.

Deux exploitations sur trois pratiquent l'élevage, c'est-à-dire possèdent des caprins, ou des bovins (de trait et d'élevage), ou des ânes, ou des porcs, mais seulement 25% possèdent des bovins. La contribution de l'élevage aux revenus de l'exploitation est faible. Cet élevage est majoritairement intégré à l'exploitation. Les exploitations possédant des grands troupeaux sont rares. La mortalité élevée (entre 18% et 30% selon les années), reste une contrainte majeure au développement des élevages. L'élevage des petits ruminants et des porcins est surtout destiné à la résolution des problèmes monétaires ponctuels, leur consommation étant limitée en dehors des périodes des fêtes. Les bovins et les ânes présents sont surtout destinés à la traction animale et à l'accumulation sous forme de capital sur pied (bovins).

Les activités extra-agricoles sont développées pratiquement dans toutes les exploitations, mais seulement 5% des chefs d'exploitations les présentent comme activité principale avant l'agriculture. Elles jouent un rôle capital dans le fonctionnement de certaines exploitations. Les femmes contribuent fortement aux revenus de ces activités, par les petits commerces, et la fabrication du vin local (bil-bil).

Les éléments collectés sur le travail, hors et dans l'exploitation mettent en évidence des échanges de travail très importants entre les exploitations autour de la traction animale et de la main d'œuvre (entraide, salariat...).

Le bilan économique moyen (valeur des productions moins les charges d'intrants et de travail) est estimé à 70 000 Fcfa² par an et par personne, soit 370 000 Fcfa par exploitation. La valeur monétaire des productions provenant essentiellement des productions végétales (82%), devant les activités extra-agricoles (11%) et l'élevage (6%). Entre les régions, des différences sont notées dans l'utilisation des outils et facteurs de production, mais aussi sur les rendements.

² 1 euro = 655.956 Fcfa

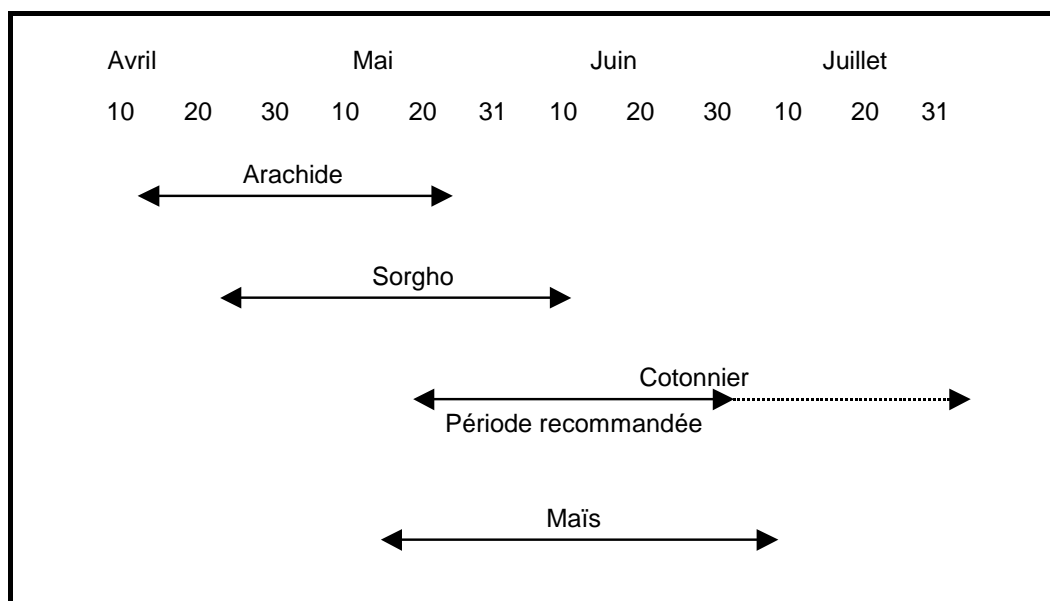


Figure 2-4 : Périodes de semis des principales cultures dans les exploitations agricoles au Nord Cameroun.

Le sexe du chef d'exploitation, et l'accès à la traction animale (propriétaire, locataire et non-utilisateur) sont des facteurs importants de différenciation des caractéristiques et performances des exploitations agricoles. Les femmes chefs d'exploitation (10%) et les hommes non-utilisateurs de la traction animale (10%) sont âgés. Cette catégorie d'exploitants agricoles cultive de faibles superficies, leur production céréalière ne couvre que 60% de leurs besoins et leurs revenus monétaires sont faibles. Les exploitants qui louent des attelages (45%) sont plus jeunes, pratiquent l'élevage de caprins, et essaient de capitaliser dans l'élevage bovin. Les propriétaires d'attelage (35%) cultivent de plus grandes superficies et dégagent des surplus alimentaires et monétaires leur permettant de capitaliser dans l'élevage.

II.3.3. Calendrier agricole des principales cultures vivrières et conséquences sur la conduite du cotonnier

II.3.3.1. Périodes de semis des cultures vivrières

Parmi les quatre cultures qui dominent l'assolement, le sorgho et l'arachide sont semés précocement dès les premières pluies (fin avril et mai), alors que les semis du cotonnier et du maïs interviennent plus tard (après le 15 mai) (Figure 2-4).

Le sorgho est peu sensible au stress hydrique en début de cycle, sa mise en place précoce permet de valoriser les premières pluies très irrégulières d'une part, et de réduire la période de soudure alimentaire pour les familles très démunies d'autre part. Sa récolte précoce au mois d'août/septembre pour des semis d'avril/mai intervient à une période d'intenses activités pendant laquelle le stock de céréales, aliments de base de la population rurale, est souvent épuisé. Le sorgho pluvial le plus cultivé est du type Caudatum et les variétés vulgarisées (Zouaye, Damougari, Djigari) sont à cycles courts (100 à 110 jours) résistantes aux moisissures, ce qui limite les risques de pourriture des grains qui atteignent leur maturation avant la fin des pluies.

L'arachide présente une bonne tolérance à la sécheresse et permet comme le sorgho de valoriser les premières pluies irrégulières. Les variétés d'arachide cultivées en zone cotonnière appartiennent principalement aux types (Spanish et Virginia). Le type Spanish comprend des variétés non dormantes de cycle court (90 jours), qui doivent être récoltées dès la maturation en raison du caractère non dormant des graines. Les variétés de type Virginia sont en revanche des variétés dormantes, de cycle long (120 jours), mais moins tolérantes à la sécheresse que le type Spanish (Cattan et Schilling

Tableau 2-1 : Modèle de conduite du cotonnier au Nord Cameroun (synthèse des fiches techniques de la Sodécoton pour les différentes régions).

	Régions Touboro, Sud-Vina, Garoua-Ouest		Régions Garoua-Est et Guider		Régions Maroua (Sud et Nord), Tchatibali et Kaélé		Itinéraire de rattrapage (Cas extrême)
	Itinéraire Recommandé	Itinéraire de rattrapage	Itinéraire Recommandé	Itinéraire de rattrapage	Itinéraire Recommandé	Itinéraire de rattrapage	
Date de Semis	Du 20 mai au 30 juin	Du 1 ^{er} juillet au 31 juillet	Du 20 mai au 30 juin	Du 1 ^{er} juillet au 31 juillet	Du 20 mai au 30 juin	Du 1 ^{er} juillet au 31 juillet	Après le 31 juillet
Travail du sol	Semis direct avec désherbage chimique (avant 10 juin), labour attelé ou au tracteur	Labour attelé ou au tracteur	Semis direct avec désherbage chimique (avant 10 juin), labour attelé ou au tracteur	Labour attelé ou au tracteur			Labour attelé ou au tracteur
Variétés	Irma A1239 (5-7 graines par poquet)		Irma A1239 à Garoua-Est et Irma Blt-pf à Guider		Irma D742 ou Irma Blt-pf selon les secteurs		Une des 3 variétés selon les secteurs
Densité au semis	3.125 plants par m ²	5 à 10 plants par m ² fonction de la fertilité du sol	3.125 plants par m ²	5 à 10 plants par m ² fonction de la fertilité du sol			10 plants par m ²
Fertilisation	200 kg/ha de NPKSB (15.20.15.5.1) au stade 3-5 feuilles, puis 50 kg/ha d'urée 30 JAL (au buttage)	100 kg/ha de NPKSB (15.20.15.5.1) au stade 3-5 feuilles, puis 50 kg/ha d'urée 30 JAL (au buttage)					Pas de fertilisation minérale
Désherbage	Sarclage manuel ou mécanique dès l'apparition des mauvaises herbes						
Traitements insecticides	Cinq traitements à base l'endosulfan, ou de mélange pyréthrine + organophosphoré au minimum à partir de l'apparition des 1ers boutons floraux (selon calendrier du chef de zone) pour le contrôle des acariens, des lépidoptères carpophages et phyllophages. Des pulvérisations ponctuelles d'aphicides sont également effectuées.						Pas de traitements insecticides

1990). La dormance des graines, permet de retarder la récolte et de mieux planifier les travaux de fin de saison dans une exploitation.

Le maïs, contrairement au sorgho, est très sensible au stress hydrique au début de son développement. Ainsi, des variétés à cycle court (90 voire 70 jours) pouvant être semées tardivement sont retrouvées dans les zones de l'extrême Nord, soumises à de forts aléas climatiques, alors que dans le reste de la zone cotonnière moins contraignante en terme de pluviosité, des variétés (CMS 8501, TZPB SR) à cycle plus long (110 jours) sont les plus représentées. Le maïs présente l'avantage d'être consommé en frais avant la fin de son cycle, et les semis précoces lorsqu'ils sont possibles permettent de limiter la période de soudure alimentaire.

II.3.3.2. Modèles intensifs de conduite technique du cotonnier

II.3.3.2.1. Choix variétal

Le cotonnier cultivé au Cameroun appartient principalement à l'espèce *Gossypium hirsutum* (abstraction faite des rares cotonniers pérennes en culture traditionnelle résiduelle). Trois variétés de type indéterminée (Irma A1239, Irma D772 et Irma BLT-PF) sont aujourd'hui vulgarisées en fonction des conditions pédo-climatiques permettant une meilleure expression de leurs potentiels génétiques (tableau 2-1).

II.3.3.2.2. Travail du sol

Le semis direct consiste à semer directement une culture sans préparation de sol, avec ou sans désherbage chimique. Cette technique permet d'installer précocement la culture mais elle a surtout l'avantage (i) de réduire les risques de dégradation physique des sols liés à des pratiques culturales inadaptées (labour trop profond, tassement de sol...), (ii) de limiter les coûts de production et (iii) d'améliorer les caractéristiques chimiques des sols par une gestion biologique fondée en grande partie sur les plantes de couvertures et le mulch (Séguy et al., 1989). Ce mode d'implantation est très développé dans les régions de Touboro (77% des surfaces cultivées) et de Garoua Ouest (60% des surfaces) (annexe 2-1). Les semis sont effectués après l'application des herbicides totaux (paraquat et glyphosate). Cette technique est déconseillée dans les sols lourds de Guider où elle ne représente que 9% des surfaces semées. A Garoua-Est, les surfaces en semis direct représentent 30% de la sole cotonnière et le

recours aux herbicides totaux y est systématique. A l'inverse des régions du sud de la zone cotonnière, le semis direct dans les régions de Maroua et de Tchatibali, est souvent pratiqué en sec sans utilisation d'herbicide. 12% des surfaces sont concernées à Maroua et 44% à Tchatibali. Les aléas climatiques très marqués entraînent souvent des nombreux ressemis, voire une reprise totale des semis dans certains cas.

Le reste de parcelles qui n'ont pas fait l'objet de semis direct est labouré avant semis. Ce labour attelé (bœuf, âne, cheval) à la charrue est dominant par rapport au labour motorisé dans la quasi-totalité des régions. Dans les zones à fortes pluviosités, les labours des parcelles semés tardivement sont précédées d'une application d'herbicide total.

Un herbicide de pré-levée (diuron) est souvent appliqué seul ou en association avec le paraquat ou le glyphosate pour empêcher la levée des adventices pouvant rentrer en concurrence avec le cotonnier. Le diuron est appliqué sur sol humide à la dose 720 grammes de matière active par hectare) et sa rémanence est de 4 semaines.

II.3.3.2.3. Entretien et protection phytosanitaire

Dans les parcelles non traitées par l'herbicide de pré-levée, deux à trois sarclages manuels sont réalisés pour contrôler l'enherbement. La technique de buttage prônée depuis les années 60 par la CFDT (Compagnie Française pour le Développement des Fibres Textiles) et qui tient lieu également de sarclage est appliqué dans toute la zone cotonnière. Le buttage a pour but (i) d'éviter les excès d'eau au cours du cycle, (ii) de contrôler l'enherbement, et (iii) d'enfouir l'urée épandue juste avant. Il est effectué environ 35 jours après la levée.

La protection phytosanitaire est assurée par des traitements insecticides appliqués de façon systématique tous les 14 jours à partir de l'apparition des premiers boutons floraux (vers 45 jours après la levée). La méthode de lutte chimique la plus répandue (>95% des surfaces) est la LPD (Lutte Pré-Définie) ; Elle s'applique sans évaluation préalable de la pression des ravageurs, à l'aide d'appareil à très bas volume (10 litres/ha). Si les fréquences de traitement sont les mêmes partout, les matières actives et leurs doses d'application sont modulées en fonction des régions. Bien qu'elles soient variables d'une région à l'autre, les doses de base pour chacune des matières actives

sont de 375 g/ha pour l'endosulfan, 36 g/ha pour les pyréthrinés, 150 g/ha pour le profénofos, et 10 g/ha pour l'acétamiprid.

En marge de la LPD, on retrouve dans certaines régions, un autre programme sur calendrier, la lutte étagée ciblée (LEC) qui avait connu un véritable succès en 1994 avec un taux d'adoption proche de 70%. Depuis, ce programme a été progressivement abandonné en raison de la lourdeur des opérations de suivi par les services d'encadrement, et des faibles économies qu'il génère. Aujourd'hui, la LEC couvre moins de 5% des surfaces cotonnières. Son principe repose sur le choix des matières actives et des doses à appliquer tous les 14 jours en fonction des dénombrements des différentes espèces de ravageurs effectués la veille du traitement dans les parcelles-tests.

II.3.3.2.4. Fertilisation

Bien que la fumure organique (terre de parc ou fumier) soit parfois épandue sur de petites surfaces cultivées à proximité des habitations, l'application d'engrais minéral demeure le principal mode de fertilisation du cotonnier dans toutes les régions. Deux formulations d'engrais sont utilisées : 22.10.15.5.1 (NPKSB) pour la province de l'Extrême Nord comprenant 4 régions (Maroua Nord, Maroua Sud, Kaélé et Tchatibali) et 15.20.15.5.1 (NPKSB) pour la province du nord regroupant les régions de Guider, Garoua, Ngong, Tcholliré, Touboro et Sud vina (annexe 2-1). Ces engrais sont appliqués sur la ligne de semis, entre les stades 3 à 5 feuilles (2 semaines environ après la levée), aux doses recommandées de 200 kg/ha pour les semis effectués avant le 30 juin, et de 100 kg/ha pour les semis dits tardifs effectués au mois de juillet. La Sodécoton ne recommande aucune fertilisation dans les parcelles semées après le 31 juillet. Un complément d'azote sous forme d'urée (50 kg/ha) est apporté au moment du buttage (vers 35 jours après la levée) dans les régions les plus arrosées (province du Nord) (tableau 2-1).

II.3.4. Concurrence pour le travail au sein d'une exploitation et impact sur la production cotonnière

Dès les années 50, les premiers conseils techniques portaient essentiellement sur un calendrier cultural centré sur les dates de semis. Ces conseils ont constamment évolué en fonction des contextes climatiques et des caractéristiques des exploitations

agricoles. Ainsi, les semis précoces, conformément aux recommandations des services d'encadrement (CFDT puis Sodécoton) pendant plus d'un demi-siècle, oscillent entre le 20 mai et le 1^{er} juin pour les premières dates semis, et entre 20 et le 30 juin pour les dernières dates. En dépit de ces recommandations, un diagnostic réalisé dans deux régions (Garoua-Ouest et Guider), a montré que dans la pratique, une part importante de la sole cotonnière (8 à 22% en 1994 et 27 à 46% en 1995) est semée après le 20 juin considérée comme date limite des semis précoces (Dugué, 1996). Les semis tardifs, peu productifs, sont donc fréquents et se sont avérés être principalement liés à la pluviométrie en début de saison et au taux d'équipement des exploitations (Dugué, 1996). En plus de ces deux facteurs de production, la concurrence pour le travail avec le semis du maïs, et les entretiens du sorgho et de l'arachide ont également une forte répercussion sur les dates d'implantation du coton (Dounias, 1998).

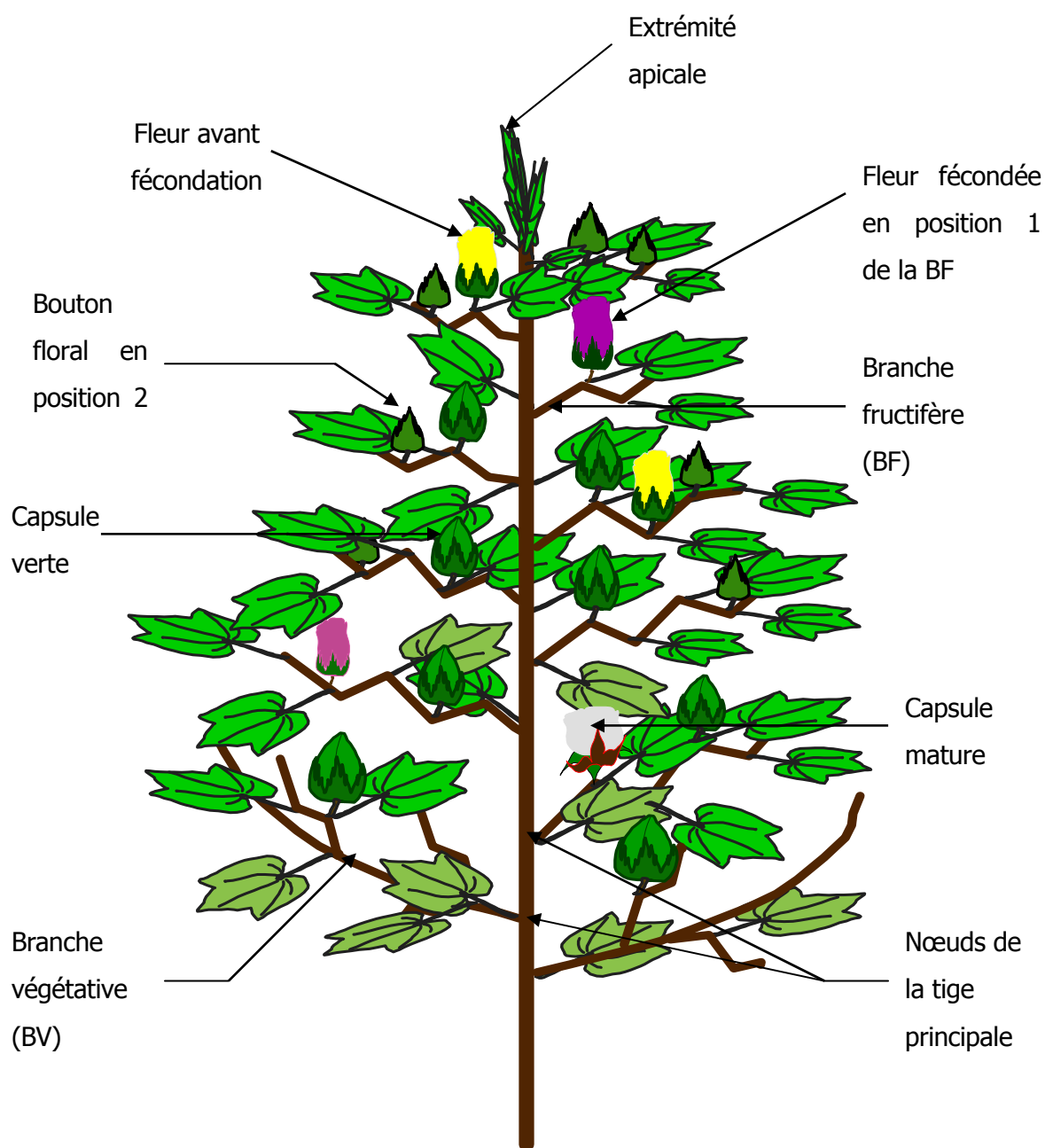


Figure 3-1 : Structure d'une plante de cotonnier montrant les nœuds de la tige principale, les branches végétatives, les branches fructifères, les boutons floraux, les fleurs et les capsules

III. LE COTONNIER ET SON INTERACTION AVEC LE MILIEU

III.1. Croissance, développement et physiologie du cotonnier

III.1.1. Anatomie et morphologie

Le cotonnier appartient à la famille des Malvacées. Deux espèces du genre *Gossypium*, originaires d'Amérique latine, fournissent l'essentiel du coton dans le monde. Il s'agit de *Gossypium hirsutum*, qui fournit 90% de la production mondiale, et *Gossypium barbadense*, qui assure 5% de la production (Parry, 1982).

Le cotonnier est un arbuste pérenne cultivé comme une plante annuelle. Ses structures sont botaniquement simples et sa forme à l'âge adulte est celle d'un arbuste conique (figure 3-1).

Dans la plantule, l'axe primaire est constitué par une radicule, un hypocotyle et un épicotyle peu développé. L'épicotyle contient l'ébauche d'une vraie feuille et le méristème apical. Ce méristème se développe au-dessus du sol pour former une tige primaire, puis des rameaux secondaires et tertiaires. De son côté, la radicule se développe en profondeur dans le sol pour donner naissance à un système racinaire pivotant. La radicule étant plus massive que l'épicotyle au niveau de la graine, la racine se développe plus rapidement que la tige principale, en particulier pendant la germination. Ainsi, avant que les premières vraies feuilles aient commencé leur expansion, la racine primaire a profondément pénétré dans le sol. Les racines secondaires apparaissent environ 12 cm après le point de croissance de la racine primaire et les racines tertiaires apparaissent à 5 cm de la jonction entre racines primaires et secondaires. Si la racine primaire meurt, elle est rapidement remplacée par une des racines secondaires qui se développe juste au-dessus de la zone de nécrose de la racine primaire. Cependant, quand la racine primaire meurt, le système racinaire ne pénètre pas aussi profondément qu'avec un système pivotant (jusqu'à trois mètres dans certains sols) et il y a une prolifération plus importante de racines latérales (latéralement jusqu'à plus de deux mètres).

Le méristème apical, au niveau de la tige principale, produit :

- des feuilles dont on distingue trois types : les cotylédons, les prophylls, difficilement observables et parfois confondus avec les stipules auxquels ils ressemblent, et les vraies feuilles. A l'aisselle des cotylédons et des vraies feuilles, il y a deux bourgeons

axillaires (l'un de ces bourgeons est l'axillaire de l'autre, ce qui oriente le type de branche s'il se développe);

- des tiges qui se développent à partir des bourgeons axillaires des feuilles. On distingue deux types de branches : les branches végétatives et les branches fructifères. La seule différence entre branches végétatives (monopodium) et branches fructifères (sympodium) réside dans la transformation du méristème apical en fleur, après avoir émis une prophyll, un entre-nœud et une vraie feuille. En général, au niveau des premiers nœuds de la tige principale, le premier bourgeon axillaire se développe en branche végétative et le second bourgeon axillaire reste dormant (un certain nombre de ces premiers nœuds restent dormants ou avortent). C'est entre le troisième et le dixième nœud de la tige principale, lorsque la plante a initié sa phase reproductive, qu'apparaît la première branche fructifère (ce niveau dépend du cultivar et des conditions de milieu). Après la mise en place de la première branche fructifère, toutes les branches qui vont se développer au-dessus sont fructifères (Figure 3-1).

- enfin des fleurs qui, lorsqu'elles sont fécondées, évoluent en capsules (le fruit) qui s'ouvrent à maturité en laissant s'échapper le coton graine.

Malgré cette simplicité botanique, il est difficile d'analyser la morphologie du cotonnier. La difficulté de l'analyse provient du fait que la plante développe en même temps ses organes végétatifs et ses organes fructifères, et que sa floraison est indéterminée.

III.1.2. Morphogenèse et croissance

Les publications sur la morphogenèse du cotonnier sont relativement peu nombreuses et tous ses aspects n'ont pas été finement étudiés, sans doute, à cause de la difficulté des observations. En général, la morphogenèse est décrite à partir de l'observation du phyllochrone (c'est-à-dire des dates d'acquisition du caractère visible de l'organe, ce qui correspond à des stades phénologiques) de plants croissant dans un environnement où seule la température varie, les autres facteurs étant non limitants. Cette approche repose sur l'idée que le plastochrone (intervalle de temps entre l'initiation des différents organes, ce qui correspond à un âge physiologique) n'est contrôlé que par la température et parfois par la photopériode. Aussi, dans des conditions non limitantes, le phyllochrone serait un bon descripteur du plastochrone. Cette démarche est cependant en partie erronée car développement (accroissement en

nombre des organes) et croissance (élongation cellulaire) ne sont pas consécutifs, ni dans le temps ni dans l'espace au niveau des branches fructifères, mais ils sont alternatifs. On ne peut donc complètement dissocier morphogenèse et croissance.

Contrairement aux céréales qui ont dans leur vie deux phases bien distinctes, l'une végétative et l'autre reproductrice, le cotonnier, plante à floraison indéterminée est capable de produire, tant que les conditions le permettent, un nombre quasiment illimité d'organes végétatifs et fructifères (Triomphe, 1987 cité par Jallas, 1991). De plus, toujours par opposition aux céréales, le processus de production des organes fructifères n'est pas séquentiel mais discontinu : chaque apex "fructifère" ne produit qu'un seul fruit. Les différentes composantes du rendement ne s'élaborent donc pas successivement mais d'une façon alternative.

Au niveau de la tige principale le méristème apical initie de façon séquentielle des prophylls, des vraies feuilles à l'aisselle desquelles on trouve des méristèmes axillaires et des entre-nœuds. De la germination à l'expansion des cotylédons la première vraie feuille n'est qu'un primordium. Lorsque la première feuille commence son expansion la plante a déjà initié six ou sept feuilles additionnelles, et en général il y a de sept et onze jeunes feuilles initiées au-dessus de la plus jeune ébauche de feuille.

A l'aisselle de chaque feuille de la tige principale, on peut observer deux bourgeons axillaires voire parfois un troisième formé plus tard si les deux premiers bourgeons se développent. Certains de ces méristèmes axillaires vont produire des branches végétatives et d'autres des branches fructifères, mais il est impossible de les distinguer pendant leurs premiers stades. D'après Esau (1967, cité par Mauney, 1984), cette différence de développement serait l'expression, pour les méristèmes donnant des branches végétatives, de leur nature de résidu du méristème apical. Comme pour la tige principale, les méristèmes apicaux des branches végétatives donnent naissance aux prophylls, vraies feuilles et inter-nœuds mais la vitesse d'émission de ces organes est plus lente puisqu'il n'y a seulement que trois à quatre vraies feuilles initiées quand la première vraie feuille commence à se dérouler. L'évolution des méristèmes apicaux des branches fructifères est différente : ils initient une prophyll, une vraie feuille et un entre-nœud puis se transforment en primordium floral avec l'initiation de bractées et la

formation du bourgeon floral. C'est la seule différence entre axe végétatif et axe fructifère.

Ensuite, lorsque l'entre-nœud commence sa croissance active, le premier bourgeon axillaire à l'aisselle de la vraie feuille formée prend le relais en développant une prophyll, une vraie feuille et un entre nœud, puis il évolue lui aussi en bourgeon floral. Ce processus se poursuit tant que la branche fructifère n'est pas limitée dans sa croissance. Ces différences de développement entre branches végétatives et branches fructifères se traduisent au niveau de la floraison. Ainsi l'écart de floraison dans le sens horizontal est plus long que l'écart de floraison verticale. Hesketh *et al.*, (1972) ont trouvé qu'à 30°C, l'écart de floraison verticale était de deux jours alors que l'écart de floraison horizontale était de six jours. Ces plastochrones ne sont pas constants, ils varient avec la température (Mauney, 1984) et avec le développement de la plante.

Le principal travail de théorisation de la morphogenèse du cotonnier a été réalisé par Franquin (1974a, 1974b, 1985). Il a proposé un modèle théorique de production de nœuds après avoir constaté, à partir d'observations réalisées en Afrique, que la vitesse d'apparition des nœuds était deux fois plus rapide pour la tige principale que pour les branches fructifères. Dans son modèle de morphogenèse, Franquin considère que chaque nœud de génération n produit 2 nœuds nouveaux : l'un, de même ordre rk à sa suite sur le même rameau lors de la génération $n+1$; l'autre, d'ordre $rk+1$, premier nœud du bourgeon axillaire lors de la génération $n+d$ ultérieure à $n+1$. Le paramètre d mesure en nombre de nœuds le déphasage entre deux ordres de ramification successifs (lié à la structure de la plante). Finalement, Franquin a montré que si théoriquement la plante développe systématiquement tous ses rameaux au même rythme, alors le modèle général d'accroissement de nœuds était de type exponentiel et se formulait de la façon suivante : $Un = Un-1 + Un-d$, où Un est le nombre de nœuds reproduits à la génération n .

III.1.3. Développement végétatif et reproducteur

III.1.3.1. Développement végétatif

La température minimale pour la germination de la graine de cotonnier est de 12°C, l'optimum se situe entre 33 et 36°C et le maximum est de plus de 39°C (Gipson, 1986).

Le premier organe végétatif formé est la racine et sa croissance est essentielle, car la croissance globale du plant est étroitement liée aux capacités du système racinaire.

Pendant la phase juvénile de la plante, la vitesse d'élongation des racines est très rapide, jusqu'à 6 cm par jour (McMichael, 1986), si les conditions de culture sont favorables. Le système racinaire se développe jusqu'à ce que la plante ait atteint sa croissance maximale, mais la vitesse d'allongement des racines est contrôlée par la température (optimum entre 28 et 35° C), la compacité du sol, la concentration en oxygène (en dessous de 5% d'O₂, les racines ne peuvent survivre, d'où l'extrême sensibilité du cotonnier aux excès d'eau), et la disponibilité en eau.

Pour la partie végétative aérienne, les premiers organes formés sont les feuilles, aux nœuds de la tige principale, suivant une spirale phyllotaxique de 3/8. La forme et la taille des feuilles diffèrent de façon importante suivant les variétés, mais la taille diffère aussi sur un même plant en fonction de la position occupée par la feuille. Les stomates sont deux à trois fois plus nombreux sur la face inférieure que sur la face supérieure (Mauney, 1984).

La vitesse de croissance des feuilles est corrélée avec la température. Pendant la phase juvénile, il arrive parfois que la croissance soit telle que la surface foliaire dépasse les capacités du système racinaire. L'absorption d'eau devient alors le facteur limitant cette croissance. La vitesse de production des feuilles est réduite en début de fructification, et s'annule 3 à 5 semaines plus tard à cause de la compétition avec les capsules, pour les assimilats carbonés.

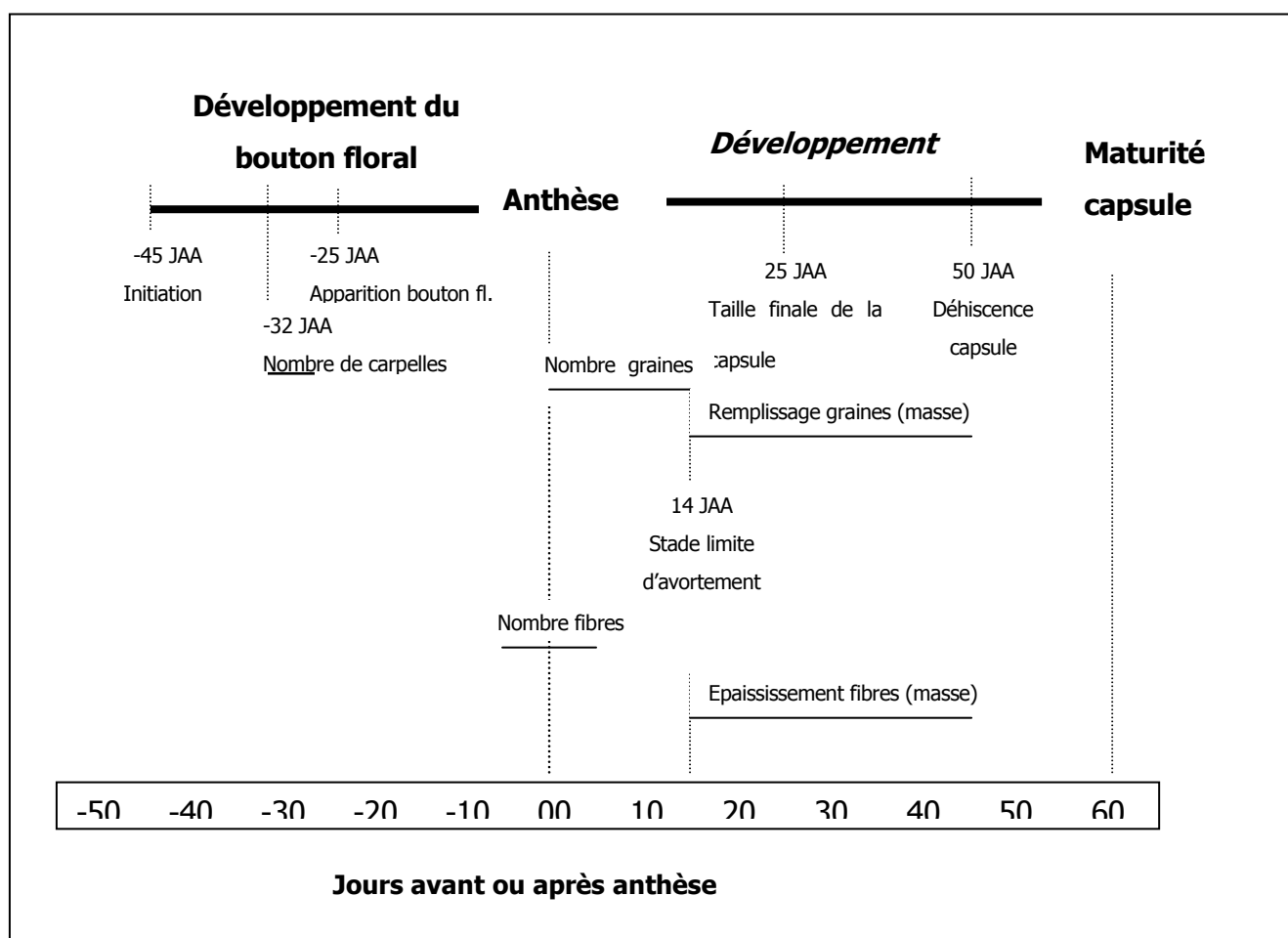
A l'aisselle des feuilles de la tige principale se développent les branches secondaires, végétatives ou fructifères. En général, c'est le premier bourgeon axillaire qui développe la branche, le second bourgeon reste dormant.

Aux premiers nœuds de la tige principale, ce sont les branches végétatives (BV) qui se développent, leur nombre dépendant en partie de la densité de plantation et de la température. Bien que plus lente, la croissance des branches végétatives est identique à celle de la tige principale.

Sur les nœuds situés au-dessus des branches végétatives, les premiers bourgeons axillaires vont développer les branches fructifères (BF), mais le deuxième bourgeon axillaire des BF peut donner naissance à une autre branche (végétative ou fructifère)

Figure 3-2 : Chronologie de mise en place des différentes composantes de la capsule.

JAA : Jours Après Anthèse.



ou rester dormant. Si au départ les BF ont un développement semblable à celui des BV, leur méristème évolue en fleur en fin de croissance, et le relais est pris par le premier bourgeon axillaire à l'aisselle de la vraie feuille formée pour former un autre segment de la branche. Ainsi, chaque segment (ou phytomère³) d'une BF est produit par un nouveau bourgeon axillaire.

Le développement en longueur des BF est limité, en général par les conditions culturales (densité, fertilisation...) et par tout facteur susceptible d'affecter la disponibilité en ressources carbonées. L'allongement des BF est principalement limité par le ratio demande/offre en assimilats au niveau du nœud terminal (Hearn, 1969). Le nombre de BF formées est une caractéristique intrinsèque de la variété, mais il est influencé par l'environnement et les techniques culturales. Enfin, les deux premières BF sont en général, moins vigoureuses que les autres, cette caractéristique serait héritée des bourgeons dormants observés dans des espèces ancestrales du désert (Mauney, 1984).

Le développement végétatif tel que décrit ci-dessus est le plus probable, mais de rares cas de croissance atypique peuvent se produire, en particulier dans les parcelles à fort potentiel de production (forte concentration en CO₂, faible densité, fertilisation renforcée...).

III.1.3.2. Développement reproducteur

III.1.3.2.1. Développement d'un organe floral au niveau du phytomère reproducteur

Le développement d'un organe floral est un long processus (100 jours en moyenne) qui va de l'initiation du bouton floral à la déhiscence complète de la capsule mature, en passant par l'anthèse (Figure 3-2).

L'initiation du premier bourgeon floral a lieu environ deux semaines après la levée. Par contre, sa date d'apparition est fonction de la température qui agit sur le niveau de la première BF et sur la vitesse de croissance (des températures froides réduisent le nombre de BV, et augmentent de ce fait la précocité, et des températures chaudes accélèrent la floraison en stimulant la croissance). Des températures diurnes de 27 à

³ Le phytomère reproducteur, défini comme unité fonctionnelle des branches fructifères (sympodes) est constitué d'une préfeuille, d'un entre-nœud, d'une feuille, d'un bouton floral et de 2 méristèmes axillaires.

30°C et des températures nocturnes de 22 à 25°C seraient optimales pour la floraison. Chez la plupart des espèces cultivées, l'induction florale est insensible à la photopériode, contrairement aux types sauvages (Mauney, 1966). Le développement du bourgeon floral en fleur nécessite entre 3 à 4 semaines, et les cellules mères du pollen commencent leur méiose environ 22 jours avant l'anthèse (Mauney, 1984). La fécondation a lieu le jour de l'ouverture de la fleur et peut être compromise par une pluie abondante ou de fortes températures (Christiansen, 1986). La croissance de la capsule commence avec l'anthèse et atteint sa taille finale 25 à 30 jours plus tard, avec une période de croissance rapide située entre 7 et 18 jours (Mauney 1984). Elle commence à s'ouvrir entre 45 et 60 jours après anthèse (Parry, 1982). La transformation du bouton floral en fleur, et celle de la fleur en capsule sont principalement contrôlées par la température (Constable, 1976; Hodges et al., 1993), mais d'autres facteurs comme l'alimentation carbonée et azotée peuvent être tout aussi importants comme nous le verrons dans le paragraphe (II.3.4).

La capsule est constituée de 3 à 5 carpelles, divisant le fruit en autant de loges contenant chacune 6 à 9 ovules chez les cotonniers modernes (Parry, 1982). La graine de coton est constituée de 3 types de tissus : les fibres qui sont issues de la couche la plus externe du tégument de la graine, le tégument où se terminent les vaisseaux du phloème, et l'embryon constitué principalement par les cotylédons (Hendrix, 1990).

La différenciation des cellules de l'épiderme de la graine qui donneront les fibres a lieu 2 à 3 jours avant l'anthèse. Les fibres dont l'initiation débute le jour de l'anthèse, atteignent leur circonférence finale 2 à 3 jours plus tard, mais leur croissance en longueur se poursuit jusqu'à 21 voire 25 jours après anthèse (Benedict et al., 1973). La formation des parois secondaire a lieu entre 15 et 18 jours après anthèse avec un taux de dépôt maximum entre 26 et 28 jours.

La plupart des organes floraux et fructifères développés par le cotonnier n'atteignent pas la maturité. Ces organes sont particulièrement sensibles à l'abscission à 2 phases de leur développement : autour du stade bouton floral, avec une sensibilité maximale dans la première semaine suivant l'apparition du bouton floral hors de l'extrémité apicale, et autour du stade jeune capsule, avec une sensibilité maximale entre 5 et 6 jours après anthèse et un âge limite de sensibilité 14 jours après l'anthèse (Cognée,

1974; Stewart, 1986). Cet âge limite au-delà duquel la probabilité d'abscission d'une capsule est faible correspond au début de la phase d'accumulation rapide de biomasse dans les graines (Stewart, 1986). Ce stade peut donc être assimilé au stade limite d'avortement (SLA) défini chez les légumineuses comme la fin des divisions cellulaires de l'embryon (Ney et al., 1993).

Pour expliquer l'abscission chez le cotonnier, deux théories se sont affrontées. L'une est la théorie nutritionnelle qui suppose que la plante ne retient que les capsules qu'il est en mesure d'alimenter correctement (Mason, 1922), et l'autre est la théorie hormonale qui considère que l'abscission des organes fructifères n'est contrôlée que par les hormones (Eaton, 1955). Selon cette dernière théorie, les auxines inhiberaient l'abscission alors que l'acide abscissique et l'éthylène la favoriseraient; les cytokinines et l'acide gibbérellique ayant des effets variables.

Pour la théorie nutritionnelle, il a été démontré que le froid (Mason, 1922), la réduction de la surface foliaire (Eaton et Ergle, 1953), une durée d'insolation réduite ou de faibles variations de température entre le jour et la nuit stimulent l'abscission. Ces résultats indiquent qu'en réduisant la photosynthèse et en augmentant la respiration, on retarde la fructification tout en favorisant l'abscission.

Aujourd'hui, la plupart de la communauté scientifique s'accorde à penser que ces deux théories ne s'opposent pas, mais elles se complètent ; L'équilibre hormonal serait dépendant de l'état nutritionnel de la plante.

III.1.3.2.2. Développement des organes fructifères à l'échelle d'une plante

Les rythmes de développement des branches fructifères sur la tige principale, et de l'initiation des phytomères sur ces branches sont influencés par la température (Hodges *et al.*, 1993). Ces vitesses de développement des branches, ainsi que la durée de la phase reproductrice déterminent le nombre total de sites fructifères émis sur la plante.

A partir d'un certain stade de développement, la vitesse d'émission des nœuds hors de l'extrémité apicale diminue fortement, alors que celle de floraison se poursuit normalement. Ainsi, la branche fructifère portant une fleur du jour (fleur blanche) sur sa première position s'approche de plus en plus de l'extrémité apicale, et le nombre de phytomères apicaux non fleuris devient de plus en plus faible. Ce nombre de

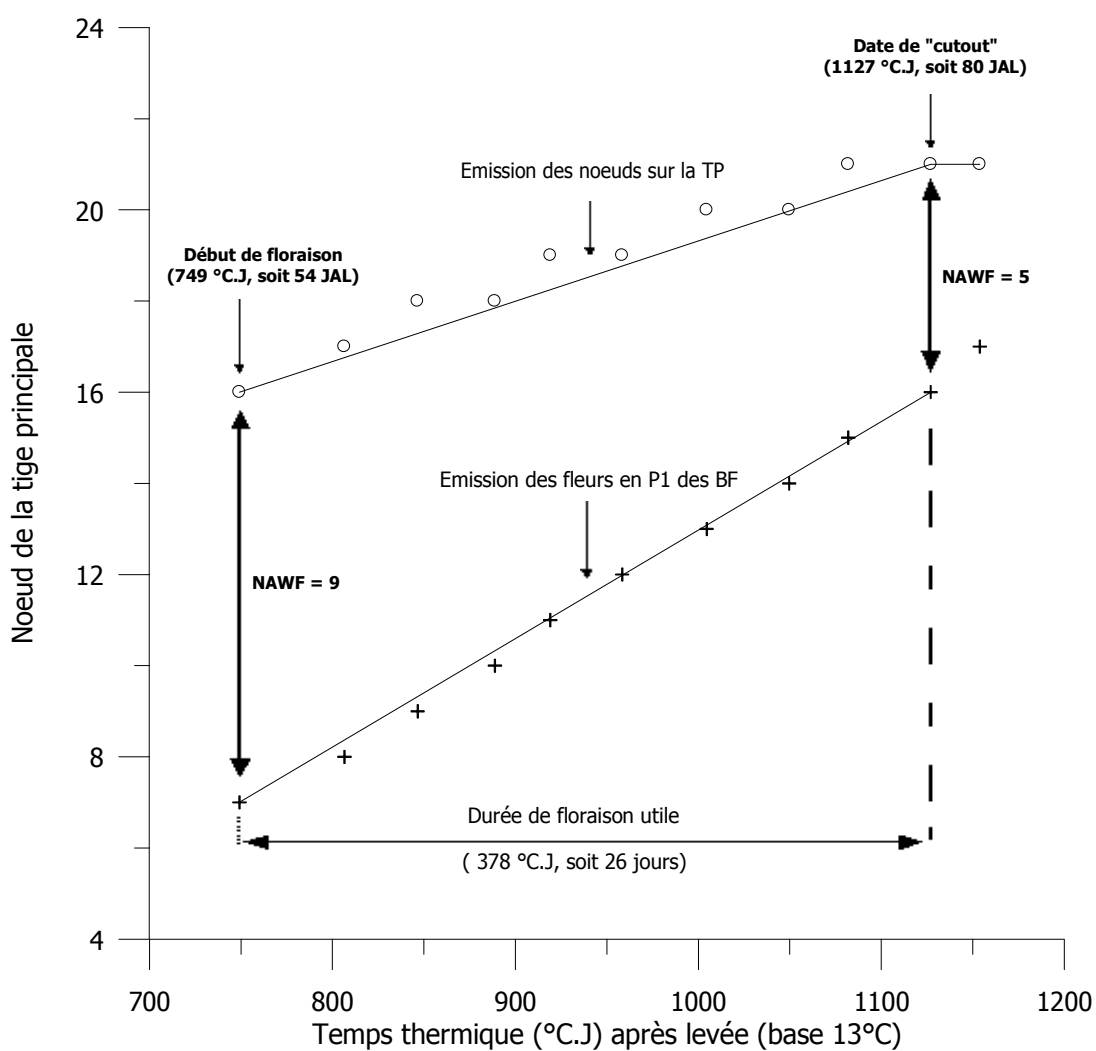


Figure 3-3 : Rythmes d'émission des nœuds sur la tige principale, et de la floraison sur la première position (P1) des branches fructifères. Exemple construit à partir d'un plant témoin du dispositif 1 à Guiring en 2004.

phytomères non fleuris correspond au nombre de nœuds de la tige principale situés dessus de la fleur du jour (NAWF), « Node Above White Flower » (Oosterhuis et al., 1993).

L'évolution du NAWF dans le temps résulte donc de la différence entre la vitesse d'émission de nœuds et le rythme d'émission de fleurs. La figure 3-3 présente un exemple de la dynamique de développement végétatif (émission de nœuds sur la tige principale) et de développement reproducteur (apparition des fleurs sur la première position des branches fructifères). Sur cet exemple on note qu'en début de floraison, le NAWF est égale à 9, cela correspond à 16 nœuds émis sur la tige principale, et une branche fructifère portant une fleur blanche en position 1 sur le 7^{ème} nœud de la tige principale. Environ 4 semaines plus tard (26 jours après floraison), le NAWF baisse jusqu'à la valeur 5 (21 nœuds émis, et la fleur blanche en P1 des branches fructifères est au niveau du 16^{ème} nœud sur la tige principale), l'émission de nœuds s'arrête mais la floraison continue. Cette phase importante correspond au stade d'arrêt de croissance ou « cut-out », et elle rend compte de la priorité d'allocation des assimilats accordée au développement reproducteur.

Le NAWF est donc un indicateur de l'état de développement de la culture, dans la mesure où son évolution rend compte de l'imminence de l'arrêt de croissance.

III.1.4. Production et répartition des assimilats

L'efficacité d'utilisation des ressources carbonées d'un plant est principalement déterminée par l'assimilation nette du carbone au niveau des organes sources, et par la respiration (croissance et maintenance) des puits (Gifford et Evans, 1981 ; Bunce, 1986).

III.1.4.1. Production des assimilats

Le coton est une plante en C3 et son CER (taux d'échange de CO₂) fait partie des plus élevés des plantes en C3, jusqu'à 180 mg de CO₂/dm²/h à 700 ppm de CO₂ (Jallas, 1991). Sa capacité d'utilisation de la radiation lumineuse incidente est élevée et s'accroît avec la concentration en CO₂. Cette capacité est liée d'une part à l'héliotropisme des feuilles, et d'autre part à la structure même des feuilles qui varie en fonction de l'intensité lumineuse. Ainsi sous faible radiation (200 W/m²), le CER du cotonnier est inférieur à 35 mg de CO₂/dm²/h (Jallas, 1991). Ce taux réduit serait lié à

la production de feuilles minces ayant une très forte résistance mésophyllienne. Les effets du PIX (mepiquate chloride 1,1-dimethyl-piperidinium chloride) semblent confirmer cette hypothèse. Son utilisation augmente l'épaisseur des feuilles et réduit la résistance mésophyllienne (Benedict, 1984), et permet une plus grande absorption de CO₂.

Compte-tenu de cette capacité d'utilisation de la lumière, la production photosynthétique journalière du cotonnier peut aller jusqu'à 100 grammes de matière sèche par m². Les pertes par respiration varient de 33 à 56% (Mauney, 1986), et la photosynthèse nette peut être supérieure à 40 gr/m²/jour, ce qui place le cotonnier parmi les plantes en C3 les plus performantes.

Une fois synthétisée, la majorité des assimilats (90 à 95%) constitué de sucres solubles est exportée dans la journée vers les puits, et l'infime partie restante est stockée sous de forme de sucres insolubles, puis libérée et exportée vers les puits pendant la nuit (Benedict, 1984). L'augmentation de la teneur en sucres insolubles dans les feuilles, en particulier lorsque la plante est incapable d'exporter immédiatement les assimilats produits, pourrait limiter la photosynthèse (Mauney, 1986). Les estimations de la contribution des feuilles pour l'alimentation des organes fructifères, effectuées à l'aide des techniques de marquage radioactif (¹⁴C), ont montré qu'une capsule est principalement alimentée par la feuille associée à son nœud d'insertion, mais elle reçoit également les assimilats des feuilles adjacentes et des feuilles de la tige principale situées sur nœuds supérieurs (Ashley, 1972). Une faible contribution des bractées et des carpelles a été également observée (Elmore, 1973; Bhatt, 1988; Wulschleger et Oosterhuis, 1990). Un minimum de 50 jours de nutrition est nécessaire pour la maturation des capsules. Le développement des ovules nécessite 2 à 3 fois plus de carbone que le développement des carpelles ou de la fibre, et la demande est maximale entre les 25ème et 30ème jours après l'anthèse (alors celle des carpelles se situe autour de 2 semaines). L'alimentation des ovules se fait essentiellement par le funicule qui reste fonctionnel jusqu'à la maturité. Les transports au travers des carpelles sont faibles et s'arrêtent vers le 30ème jour.

III.1.4.2. Répartition des assimilats

Les processus physiologiques d'expansion foliaire et de photosynthèse sont bien connus, mais il n'en est pas de même pour les règles de répartition des assimilats entre les différents puits.

III.1.4.2.1. Croissance potentielle d'un organe

L'évolution du potentiel de croissance d'une capsule du cotonnier au cours de son développement prend la forme d'une sigmoïde (Benedict et al., 1980). Ce type d'évolution est observé sur d'autre plante (Dennett et al., 1978 sur la fève; Marcelis, 1992 sur le concombre). L'étroite relation entre le développement et la somme de températures permet de réduire la durée (en jours) de développement d'un organe en augmentant la température. Bien que la température affecte le taux de croissance des organes chez plusieurs espèces végétales (Wardlaw, 1970; Auld et al., 1978; Egli et Wardlaw, 1980; Dekhuijzen et Verkerke, 1986), certaines espèces comme la tomate échapperaient à cette règle (Heuvelink et Marcelis, 1989).

Lorsque la croissance d'un organe n'est pas limitée par la disponibilité en assimilats, l'augmentation du taux de croissance par l'élévation de la température est encore plus accentuée. L'incidence des conditions non limitant (en terme de disponibilité en assimilats) sur le taux de croissance des fruits a été étudiée chez le concombre en réduisant le nombre de fruits en compétition (Marcelis et Baan Hofman-Eijer, 1993), chez le blé en augmentant l'intensité lumineuse pendant phase reproductive (Wardlaw, 1970), et chez le soja par culture *in vitro* (Egli et Wardlaw, 1980).

III.1.4.2.2. Déterminants de l'allocation des assimilats aux puits

La répartition de la matière sèche entre les différents organes d'un plant est le résultat d'une coordination des activités métaboliques qui contrôlent les flux d'assimilats des organes sources vers les puits.

Les assimilats produits par la photosynthèse au niveau des organes sources (principalement constitués de feuilles) passent dans les tubes criblés du phloème et sont transportés jusqu'aux puits. La vitesse de transfert des ressources carbonées vers le phloème est souvent dépendante d'un gradient osmotique entre les organes sources et les puits (Ho, 1979 ; Patrick, 1988 ; Lang and Düring, 1991). L'utilisation et la

compartimentation des assimilats au niveau des puits sont déterminants pour le maintien du gradient osmotique. Ainsi, le contrôle de la répartition des assimilats peut intervenir aussi bien au niveau des organes sources, des voies de transports qu'au niveau des puits. Plusieurs auteurs rapportent cependant que la répartition de la matière sèche est principalement régulée par l'activité des puits (Evans, 1975 ; Gifford et Evans, 1981 ; Farrar, 1988 ; Verkleij et Challa, 1988).

Effets des sources sur la répartition des assimilats

Les « sources » peuvent être définies comme des organes exportateurs des assimilats, et la force des sources correspondrait à la vitesse de production de ces assimilats. De nombreuses références bibliographiques montrent, sans ambiguïté, que l'augmentation de la force des sources chez les plantes exposées, par exemple, à une forte intensité lumineuse, accélère la croissance ; mais les informations, quant aux effets de cette force des sources sur la répartition de la matière sèche, semblent contradictoires. Pour certains auteurs, les sources n'exercent aucun contrôle sur la répartition des assimilats. C'est le cas Marcelis (1993a) qui note, après exposition des plants de concombre à l'obscurité pendant 4 jours, que la vitesse de croissance est réduite de 60%, sans que la répartition des assimilats entre les organes végétatifs et reproducteurs ne soit affectée. Des études conduites par Liebig (1978 cité par Marcelis 1996) ont également montré que la répartition de la matière sèche entre les fruits n'est pas significativement affectée par l'intensité lumineuse sur des pas de temps d'une journée ou d'une semaine. Heuvelink (1995) abonde dans ce sens en signalant l'absence d'effet des sources sur la répartition des assimilats chez la tomate. A l'inverse, d'autres chercheurs soutiennent que de fortes variations de rayonnement solaire (et donc de la force des sources) influencent l'allocation des assimilats aux fruits. Selon Wardlaw (1990), la réduction de l'initiation des organes et l'accélération de leur taux d'abscission souvent observées en situation de faible disponibilité en assimilats, entraînent, sur le long terme (plusieurs semaines), une baisse significative du nombre d'organes reproducteurs et un changement dans la répartition de la matière sèche. Des résultats similaires ont été obtenus sur des plants de tomate soumis à un fort éclaircissement (Yoshioka et Takahashi, 1981)

Dans un document de synthèse sur la plupart de travaux ci-dessus, Marcelis (1996) conclut que la force de sources n'aurait pas d'effet direct sur la répartition des assimilats. Cependant, sur le long terme (quelques semaines), la répartition de la biomasse pourrait être indirectement affectée, notamment par la modification de la charge en fruits.

Effets des voies de transport sur la répartition de matière sèche

Les tubes criblés du phloème, voies par lesquelles sont transportés les assimilats des organes sources vers les puits, exerceraient un contrôle sur la répartition de ces ressources. La vascularisation au niveau du phloème et les liens phyllotaxiques entre les organes sources et les puits seraient impliqués dans la régulation de la répartition des assimilats, comme l'ont montré les suivis du carbone radioactif (Russell et Morris, 1983). Mais, selon Oparka et Davies (1985), les liens phyllotaxiques n'affectent pas la répartition de matière sèche lorsque le rapport sources / puits est modifié. Plusieurs autres études montrent que la phyllotaxie n'est pas un facteur important de la régulation de la répartition de la matière sèche (Hoking et Steer, 1994 ; Kallarackal et Milburn, 1984). Ainsi, chez le pommier (Hansen, 1977) ou le concombre (Schapendonk et Brouwer, 1984), il a été démontré que l'augmentation de la distance entre les feuilles et les fruits n'a aucun effet sur la croissance des fruits. Une autre preuve de l'absence d'effet des liens phyllotaxiques sur la répartition des assimilats est fournie par Gent (1982) en faisant varier les distances entre folioles et gousses sur des plantules de soja à 2 branches. Cet auteur constate que la croissance des gousses est identique selon que chacune des 2 branches porte 2 folioles et 2 gousses sur chaque nœud, ou que l'une des branches porte 1 foliole et 3 gousses par nœud alors que l'autre porte 3 folioles et une gousse. Une étude plus récente de Heuvelink et Buiskool (1995) montre également que la localisation d'un nombre fixe de fruits de la tomate sur une seule tige ou sur deux tiges n'affecte pas la quantité d'assimilats allouée aux organes fructifères.

Effets des puits sur la répartition des assimilats

La répartition des assimilats entre les puits est souvent considérée comme étant principalement régulée par les puits eux-mêmes (Evans, 1975 ; Gifford et Evans, 1981 ; Farrar, 1988 ; Ho, 1988 ; Verkleij et Challa, 1988). L'effet des puits sur la répartition des assimilats a été clairement démontré chez plusieurs plantes à graines

(Heim et al., 1979 ; Lenz, 1979 ; Nielsen et Veierskov, 1988; Richardson and McAneny, 1990). Cette régulation par les puits est mise évidence par la réduction du poids sec individuel des fruits souvent observée en cas d'augmentation de l'indice de récolte par suite d'un accroissement du nombre d'organes fructifères sur un plant. Marcelis (1996) note que l'allocation journalière de la matière sèche aux fruits est plus corrélée à la masse des fruits qu'à leur nombre. Afin de mieux comprendre les mécanismes de cette régulation par les puits, un intérêt particulier a été accordé aux propriétés des puits qui pourraient constituer sa force d'attraction des assimilats synthétisés au niveau des sources (Wareing et Patrick, 1975 ; Wolswinkel, 1985; Farrar, 1993).

Cette force d'attraction baptisée «force de puits » a suscité beaucoup de débats au sein de la communauté scientifique. En 1972, Warren définit la force d'un puits comme étant son taux d'importation des assimilats ou taux de croissance de cet organe. Cette définition très vague a conduit au rejet du concept de force de puits par certains auteurs (Minchin et Thorpe, 1993), alors que d'autres, à l'instar de Patrick (1993), se sont proposés de chercher d'autres paramètres à l'échelle des puits individuels. Ils partent du principe que les ressources carbonées allouées à un organe sont utilisées pour sa croissance (accroissement en masse) et pour sa respiration (croissance et maintenance). L'estimation d'un gain net de carbone à partir de la matière sèche nécessite, par conséquent, la prise en compte des différents constituants de cette matière sèche. Cette composition de la matière sèche varie selon les types d'organes (Vertregt et Penning de Vries, 1987), mais semble être relativement constante pour un type donné (Marcelis et Baan Hofman-Eijer, 1995).

La quantité d'assimilats reçue par un organe, souvent évaluée à partir des taux de croissance absolue ou d'accumulation nette de matière sèche dans l'organe (puits), est sous-estimée à cause des pertes dues à la respiration. Selon Ho *et al.* (1989), ce taux d'accumulation de matière sèche sans la respiration est une mesure de la force nette des puits, et la somme des gains nets de matière sèche et de la respiration constitue la force brute des puits. On estime entre 8 et 22%, le pourcentage de carbone consommé par la respiration (Blanke et Lenz, 1989; Walton et DeJong, 1990; Pavel et Dejong, 1993; Marcelis et Baan Hofman-Eijr, 1995). Sur le plan conceptuel, la respiration peut être divisée en deux composantes fonctionnelles : la respiration de

maintenance et la respiration de croissance (Thornley, 1970). Alors que la respiration de maintenance dépend de plusieurs propriétés (température, poids, composition chimique, activité métabolique) de l'organe (Amthor, 1984; Lambers, 1985), la respiration de croissance est, comme son nom l'indique, étroitement liée au taux de croissance de l'organe (Penning de Vries et al., 1974; Marcelis et Baan Hofman-Eijer, 1995). La forme de la relation décrivant l'évolution de la respiration de croissance en fonction du taux de croissance d'un organe pourrait être légèrement modifiée en fonction de la composition chimique (Vertregt et Penning de Vries, 1987). Au vu de ce qui précède, la force nette d'un puits peut être un bon indicateur de la quantité totale de carbone allouée à un organe.

III.2. Effets des facteurs du milieu sur la croissance et le développement du cotonnier

III.2.1. Contrainte hydrique

Le déficit hydrique du sol peut avoir des effets directs ou indirects sur la croissance et le développement de la plante, car l'état hydrique du sol interagit avec la température du sol (Turner et Kramer, 1980), la disponibilité en éléments nutritifs (Radin et al., 1985), le développement des organismes pathogènes (Hake et al., 1990).

La réponse du rendement final à une contrainte hydrique résulte d'effets sur différentes étapes d'une séquence de processus intervenant à différentes échelles, depuis la molécule et la cellule jusqu'au peuplement végétal (Pissioura, 1979). L'analyse à ces différentes échelles et la connaissance de leurs inter-relations sont importantes pour la compréhension de la variation du rendement en culture pluviale. Ainsi, Hearn (1995) a rappelé pour le cas du cotonnier que la sensibilité plus faible de la division et de la différenciation cellulaire par rapport à l'expansion cellulaire, explique que dans une séquence de sensibilité, la morphogénèse (production de nœuds et de boutons floraux) se maintient pour un niveau de déficit hydrique ayant déjà induit une réduction de la croissance foliaire ou de la photosynthèse. Comme chez d'autres plantes à croissance indéterminée, la sensibilité au déficit hydrique de la croissance des organes sources d'assimilats (feuilles) et des puits végétatifs (tige) est plus importante que celle des puits reproducteurs (Ball *et al.*, 1994) ou racinaires (Ball et al., 1994 ; Fernandez *et al.*, 1996).

Les effets du déficit hydrique sur la croissance de la plante et sur la production dépendent de sa position dans le cycle, de sa vitesse de mise en place, de son intensité et de sa durée. Il n'y a pas de consensus dans la littérature quant au stade de forte sensibilité du cotonnier par rapport à son développement, mais la période comprise entre le début de floraison et le pic de floraison, est souvent citée comme la plus sensible (Mc Michael et Hesketh, 1982). Un certain niveau de déficit hydrique dans la zone racinaire est cependant nécessaire à une optimisation de la production du cotonnier (Bordovsky et Lyle, 1997).

Les baisses de rendement en coton-graine sous la contrainte hydrique dans les zones cotonnières d'Afrique sub-saharienne, s'expliquent par (i) le retard phénologique de la plante par rapport à la période pluvieuse, faisant suite à un semis tardif ou à un ressemis souvent nécessaire en raison du caractère erratique des premières pluies, et (ii) un développement insuffisant de la surface foliaire, limitant l'interception du rayonnement solaire nécessaire à la croissance et entraînant une forte évaporation à la surface du sol (Lacape, 1998). Dans une étude réalisée en côte d'Ivoire, Crétenet (1987) estime entre 20 et 30 kg/ha les baisses de rendement par jour de retard de semis par rapport à la date optimale. Une incidence plus forte du retard de semis du cotonnier a été observée dans les conditions de culture Camerounaise, où des pertes de 45.1 kg/ha par jour de retard après le 10 juin sont rapportées (Lacape et al., 1992). La conséquence majeure du déficit hydrique sur la production résulte d'un arrêt prématuré de la croissance, dont les conséquences sont une incapacité des plantes à maintenir une assimilation de carbone suffisante pendant la phase de formation des capsules, et une réduction du nombre de sites fructifères par arrêt d'émission des phytomères. L'état hydrique de la plante pendant la période de fructification qui débute avec la floraison est déterminant par rapport au rendement final d'une parcelle de coton.

III.2.2. Contrainte minérale

De façon générale, les effets d'un élément minéral sur la croissance des plantes sont souvent difficiles à interpréter, parce qu'au-delà de la concentration de cet élément, c'est l'équilibre entre les différents éléments présents dans la solution du sol qui est le plus déterminant (Joham, 1986). Le pH joue un rôle important dans cet équilibre et, s'il

est très bas, la croissance peut être fortement réduite. Le pH agit parfois en interaction avec les toxicités aluminique et manganique (Benedict, 1984; Parry, 1982; Braud, 1987).

Pour quantifier les effets des éléments minéraux sur la production cotonnière, on utilise comme indicateurs (i) le coefficient relatif de fructification (CRF), qui est le nombre de capsules par 100 grammes de tiges et de feuilles fraîches, et (ii) l'indice de fructification (IF) qui est le poids sec des fruits sur le poids sec des feuilles et tiges. Il ressort des études réalisées que certains éléments minéraux (classe 1), agissent plus sur la fructification que sur la croissance alors que d'autres (classe 2) affectent croissance et fructification de la même manière.

Les éléments P, K, Ca, Mg, B et Zn appartiennent à la première classe. Ces éléments interviennent dans les mécanismes de transport des assimilats et la différence d'effet au niveau de la fructification s'expliquerait par une relative polarité des mouvements de ces assimilats en faveur des points végétatifs (Benedict, 1984). Une déficience en phosphore, difficile à déceler par observation directe (Braud, 1987) réduit le CRF et l'IF alors qu'une bonne alimentation favorise la précocité de la production (Joham, 1986). L'action du phosphore serait liée à son rôle dans la conservation de l'énergie (Benedict, 1984), car les effets de sa déficience sont similaires aux effets d'une radiation lumineuse incident faible. Une déficience en potassium agit essentiellement sur le poids individuel des capsules qui est réduit et sur la durée de fructification. D'après Richard (1981), la déficience potassique s'exprimerait plus facilement en sol bien pourvu en matière organique, celle-ci élevant le niveau critique du potassium. La déficience en bore se caractérise par des renflements annulaires sur les pétioles, de petites branches fructifères et une chute des jeunes capsules qui peut être totale, entraînant un grand développement végétatif (Braud *et al.*, 1969; Braud, 1987). Comme le bore, les déficiences en Calcium et en Magnésium se traduisent par des réductions importantes du CRF et de l'IF. Les avis sont partagés quant aux effets du Magnésium : pour certains auteurs sa déficience entraîne un retard de fructification (Helmy *et al.* (1960, cités par Joham, 1986) alors que pour d'autres (Joly, 1978), cet élément minéral n'a aucun effet sur la croissance végétative et sur la fructification, mais elle accroîtrait le taux d'abscission post florale. Quant au calcium, sa déficience entraînerait une

réduction de la surface foliaire qui induit une abscission importante des organes floraux et un arrêt précoce de la fructification. Enfin, le zinc interviendrait dans la maintenance des auxines dans un état actif, ce qui favoriserait la rétention des capsules.

L'azote, le soufre, le molybdène et le manganèse font partie de la deuxième classe d'éléments minéraux. Parmi ces quatre éléments, c'est l'azote qui est de très loin, le plus important. D'après Crétenet (1980), l'azote et l'eau expliqueraient 86% de la variabilité des rendements observés en culture cotonnière. En conditions hydriques non limitantes, une bonne nutrition azotée favorise la croissance végétative et prolonge la phase de fructification, mais elle provoque également des abscissions d'organes reproducteurs à la base des plants (effet d'ombrage). Un stress azoté diminue la photosynthèse, réduit la croissance foliaire, et affecte la demande en eau. Le déficit azoté limite la photosynthèse en abaissant l'activité enzymatique de la Ribulose bisphosphate carboxylase (Rubisco), en augmentant la résistance mésophyllienne, et en réduisant la quantité de chlorophylle. L'action du stress azoté sur la croissance foliaire serait liée à une réduction de la conductivité hydraulique au niveau du plant, ce qui entraînerait un plus fort déficit hydrique au niveau des feuilles. La réduction de la croissance des feuilles se traduit aussi par une croissance plus importante du système racinaire, grâce aux assimilats rendus disponibles. Quant à la demande en eau, elle est affectée suite à la baisse de conductivité hydraulique en condition de déficit azoté; ceci permet à la plante d'économiser l'eau d'une part, et d'avoir un système racinaire plus développé d'autre part.

L'action du soufre est mal connue. Si pour certains auteurs, le soufre ne change rien, pour d'autres, sa déficience réduit la croissance des plants de cotonnier. En raison de leur faible impact sur le rendement, les déficiences du manganèse et du molybdène, qui affectent la croissance, ont été peu étudiées.

III.2.3. Contrainte biotique

III.2.3.1. Incidence des dégâts de ravageurs sur le rendement

Les dégâts d'insectes sont souvent occasionnés par une infestation (naturelle ou artificielle) ou générés par une faible protection insecticide (Mann et al., 1997 ; Brook et al., 1992a). Il est également possible de provoquer des abscissions d'organes fructifères par voie chimique (usage d'éthephon (Kennedy et al., 1991)), ou mécanique

(ablation manuelle d'organes (Kincade *et al.*, 1970 ; Kletter et Wallach, 1982 ; Brook *et al.*, 1992b)). Lorsque les dégâts sont simulés mécaniquement, certaines réactions biochimiques (production de substance de défense, de toxines, ou remobilisation des assimilats) qui sont plus spécifiquement liées aux attaques réelles de ravageurs, ne sont pas activées. En dépit de ces différences sur le plan biochimique, les dégâts réels (infestations) ou simulés (ablations d'organes) sont comparables sur le plan agronomique (Brook *et al.*, 1992a,b,c).

L'évaluation des pertes de rendement dues aux attaques réelles ou simulées d'insectes a fait l'objet de nombreux travaux. Dans les conditions de culture du Texas, Namken et King (1991) rapportent que les destructions précoces d'organes reproducteurs réduisent la population de parasitoïdes sans aucune incidence sur la production de coton-graine. Gilliland (1972), puis Mann *et al.* (1997) notent que des plants ayant subi une ablation mécanique de boutons floraux pendant 4 semaines successives produisent une quantité de fibre équivalente à celle des témoins sans dégât. Pettigrew et al. (1992) observent également qu'une destruction chimique ou mécanique de sites fructifères, effectuée en début d'émission des boutons floraux, n'engendre pas de perte de production dans le Mississippi. Les recherches effectuées en Arizona (Terry, 1992) et en Australie (Brook *et al.*, 1992b; Lei et Gaff, 2003) vont dans le même sens en montrant que les pertes d'organes floraux, par destruction manuelle ou chimique, n'affectent pas le rendement en champ.

Sachant que plus de 70% de la production sur un plant de cotonnier est concentrée sur la première position des branches fructifères, Ihrig et al. (1996) ont cherché à évaluer l'incidence d'un dégât précoce sur cette position en détruisant 10 à 30 % de boutons floraux; ils découvrent que même dans ces conditions, la plante compense les pertes d'organes reproducteurs. Mieux encore, certains auteurs rapportent une augmentation de la production sur les plants endommagés; c'est le cas de Kennedy et al. (1986) qui obtient 23,5% de masse de fibre en plus sur des plants ayant subi l'ablation d'organes floraux pendant 3 semaines consécutives à compter de la date d'apparition du premier bouton floral, Montez et Goodell (1994) abondent dans le même sens en simulant des dégâts modérés de *Lygus* spp. sur les boutons floraux en pré-floraison.

A l'inverse des résultats ci-dessus, certaines études montrent que l'optimisation de la production chez le cotonnier doit nécessairement passer par une protection phytosanitaire de tous les organes floraux initiés (Parvin, 1992; Jenkins *et al.*, 1990; Kerby et Keely, 1993). Ces auteurs montrent qu'une perte modérée d'organes floraux sur les premières branches fructifères se traduit systématiquement par une baisse de production de coton graine.

Ces différents travaux montrent qu'il n'y a pas de consensus dans la communauté scientifique quant à l'impact de dégâts de ravageurs sur le rendement. La production de coton-graine dans les parcelles infestées peut être identique, plus faible ou au contraire plus élevée que dans les parcelles témoins non infestées. Les écarts de rendement entre parcelles infestées et non infestées dépendent aussi bien de l'intensité des dégâts et de leur positionnement dans le cycle cultural, que de l'itinéraire technique (variété, fertilisation, irrigation) et des conditions du milieu de culture.

III.2.3.2. Hypothèses sur les mécanismes de compensation

Le terme compensation désigne un ensemble de mécanismes physiologiques permettant à une plante de s'accommoder de la contrainte parasitaire, pour éviter des pertes de production. Quatre hypothèses issues d'une combinaison de 2 critères ont été formulées pour tenter d'élucider ces mécanismes chez le cotonnier (Sadras, 1995, Hearn et Room, 1979 ; Kletter et Wallach, 1982, Brook *et al.*, 1992c).

Le premier critère concerne le caractère " passif ou actif " de la réponse. Une plante réagit passivement aux dégâts de ravageurs lorsque qu'elle remplace les organes fructifères endommagés en retenant d'autres organes qui auraient dû tomber physiologiquement. A l'inverse, une réponse active se traduit soit par la production de nouveaux sites fructifères qui n'auraient pas existé autrement, soit par l'augmentation de la taille et de la masse des organes déjà en place.

Le deuxième critère est lié au temps de latence (instantané ou différé) de la réponse. La réaction de la plante est instantanée lorsque les assimilats, initialement destinés aux organes fructifères endommagés, sont aussitôt redistribués aux autres organes en place. La réponse différée fait référence à une redistribution tardive (quelques jours) des assimilats. Sur le plan agronomique, il est évident que les réponses de type

différé peuvent affecter la qualité de la récolte si les conditions environnementales se détériorent avant la maturité des capsules.

Bien qu'une telle classification soit nécessaire pour comprendre les mécanismes de compensation chez le cotonnier, les limites entre ces types de réponse sont difficiles à cerner dans la réalité. Il convient de signaler par ailleurs, que les hypothèses qui sous-tendent cette classification sont principalement basées sur la répartition des ressources carbonées; elles n'intègrent pas les ressources azotées dont l'importance dans la croissance des plantes n'est plus à démontrer (Chapin *et al.*, 1990; Belsky *et al.*, 1993).

IV. MATERIELS ET METHODES

Trois années d'expérimentation (2002, 2003 et 2004) ont été conduites au Centre Régional de Recherche Agricole pour le Développement (CRRAD) de Maroua au Nord-Cameroun.

IV.1. Conditions pédo-climatiques

IV.1.1. Les sols

Les expérimentations ont été menées dans deux sites du CRRAD (Guiring-Maroua (10° 30') et Djalingo-Garoua (9° 30')). Ces sites sont caractérisés par des sols de type ferrugineux (Brabant et Gavaud, 1985), à texture sablo-limoneuse, possédant une faible capacité d'échange cationique (9-11 meq/100), et de basses teneurs en matière organique (0.3-0.8% en surface 0-40 cm, et < 0.2% à 1.80 m de profondeur).

IV.1.2. Le climat

Le climat du Nord Cameroun est de type tropical à 2 saisons contrastées : une saison des pluies qui dure 4 à 7 mois (entre avril et octobre) et une saison sèche qui s'étale sur le reste de l'année (Olivery, 1986). Il se caractérise par de fortes variations de la pluviométrie dans l'espace et dans le temps, notamment en début et en la fin de la saison (M'Biandoum, 1990).

Pendant les 3 années d'expérimentations, les données climatiques journalières (pluviométrie, température moyenne, minimum (Tmin) et maximales (Tmax), la vitesse du vent (U) et le rayonnement (Rg) ont été enregistrées à l'aide des stations météorologiques (PESSL) situées près des blocs d'expérimentation.

IV.2. Etat hydrique du sol et du couvert

Le niveau de satisfaction en eau du couvert a été estimé par le rapport Evapotranspiration réelle (ETR) sur Evapotranspiration maximale (ETM) calculé à l'aide d'un modèle de bilan hydrique (SARRABIL) (Baron et al., 1996). Ce modèle établit un bilan hydrique, sur un pas de temps journalier, à partir de variables d'entrée décrivant le climat, les paramètres du sol et l'état de la culture. Il est caractérisé par un réservoir sol unique dont le volume est modulé par l'avancée du front racinaire, par la non-séparation des phénomènes d'évaporation du sol et de transpiration de la culture, par la présence d'un réservoir de surface fictif pour corriger l'évaporation du sol nu, et par

la prise en compte du ruissellement (Casenave et Valentin, 1989). L'équation du bilan est :

$$\text{Pluie} + \text{Irrigation} = \text{ETR} + \text{Drainage} + \text{Ruissellement} + \Delta \text{stock}$$

Le calcul de l'évapotranspiration réelle de la culture utilise la relation empirique d'Eagelman (Baron et al., 1996), validée sur un grand nombre de types de sol, de climats et de cultures. La détermination de ETR (Evapotranspiration réelle) requiert des valeurs d'ETP (Evapotranspiration potentielle), de Kc (Coefficient cultural) et de la réserve utile (RU).

Nos valeurs d'ETP ont été estimées par la méthode de Penman (Doorenbos et Pruitt, 1976) à partir des données climatiques pluriannuelles (1952-1970) recueillies à Bébédja (Tchad) dont les conditions climatiques sont proches de celles de la zone d'étude. Les valeurs de Kc ont été fixées en fonction des stades phénologiques de la plante, sur la base des références FAO (Doorenbos et Kassam, 1980) ; ils passent de 0.4 en début de cycle à 1.2 entre la floraison et l'arrêt de croissance (cut-out) pour se stabiliser à 0.7 en fin de cycle. La réserve utile est de 90 mm/m, comme celle de la plupart des sols ferrugineux sableux de la région (Donfack *et al.*, 1997).

IV.3. Dispositifs expérimentaux et traitements étudiés

IV.3.1. Dispositifs expérimentaux

Deux séries d'expérimentations ont été conduites pendant deux ans (2002 et 2004) dans deux localités. Ces séries d'essais se distinguent par leur période d'implantation de la culture : la première série que nous désignerons par dispositif 1 par la suite, a été installée précocement (fin juin/début juillet), et la seconde série d'expérimentations nommée dispositif 2 correspond aux essais semés tardivement (environ 3 semaines plus tard que ceux du dispositif 1).

Un essai complémentaire a été mis en place en 2003 en vue d'effectuer des mesures destructives permettant d'étudier l'évolution de certaines caractéristiques foliaires.

Toutes les expérimentations sont conduites selon un dispositif en blocs de Fisher à 4 répétitions. Les parcelles élémentaires de chaque dispositif sont constituées de 8 lignes de 10 m de long, avec des écartements de 80 cm entre lignes et 25 cm entre plants sur la ligne. Le démariage a été fait à un plant par poquet au stade 3 à 5 feuilles vraies. Une placette de 9.6 m² (4 lignes de 3m) a été délimitée au centre de parcelles

Tableau 4-1 : Intensités de dégâts et taux d'abscission total sur un plant. Valeurs moyennes calculées sur 16 plants par niveau de dégât, à la fin des ablations (58 à 62 JAL selon les expérimentations).

OF = organes floraux ; % d'OF détruits = nombre de boutons floraux détruits en P1 * 100 / nombre total d'organes floraux (squares et fleurs) présents.

% abs. totale = nombre total d'organes abscissés * 100 / nombre total de sites fructifères initiés.

Site / An	Variables	Dispositif 1 (semis précoce)			Dispositif 2 (semis tardif)		
		T	D1	D2	T	D1	D2
Guiring 2002	Nb.OF détruits	0	3	5	0	3	5
	% OF détruits	0.0	9.6± 2.6	16.8± 4.3	0.0	11.6 ± 2.5	17.8± 4.4
	% abs. totale	12.9± 7.2	22.3 ± 8.2	28.0 ± 10.6	5.6 ± 5.7	15.9± 3.5	27.7± 9.0
Guiring 2004	Nb.OF détruits	0	3	5	0	3	5
	% OF détruits	0.0	12.0± 3.5	19.9± 4.5	0.0	10.4 ± 1.7	19.1 ± 4.9
	% abs. totale	2.3± 2.2	14.6± 6.5	21.8± 5.3	5.7± 2.4	15.2± 2.3	24.2± 5.5
Djalingo 2004	Nb.OF détruits	0	3	6	-	--	--
	% OF détruits	0.0	10.5± 2.4	22.3± 4.9	--	--	--
	% abs. totale	4.6± 2.7	14.4± 4.8	23.9± 5.9	--	--	--

Tableau 4-2 : Dates de semis et de destruction des boutons floraux (BFL.) à Guiring et Djalingo.

Site	Année	Dispositif 1			Dispositif 2		
		Ablation de BFL.			Ablation de BFL.		
		Semis	1 ^{ère} date	2 ^{ème} date	Semis	1 ^{ère} date	2 ^{ème} date
Guiring	2002	25/6	22/8	28/8	17/7	12/9	18/9
Guiring	2003	01/7	--	--	--	--	--
Guiring	2004	06/7	03/9	10/9	25/7	22/9	29/9
Djalingo	2004	05/7	02/9	09/9	--	--	--

élémentaires pour le suivi du développement des plants et/ou la récolte de coton graine.

IV.3.2. Traitements étudiés

Chaque dispositif expérimental (à l'exception de celui de 2003) compare 3 niveaux de dégâts simulés de lépidoptères carpophages définis comme suit :

- T : témoin sans dégât
- D1 : 10 % environ de boutons floraux détruits en début de floraison
- D2 : 20 % environ de boutons floraux détruits en début de floraison

Les niveaux D1 et D2 correspondent aux dégâts susceptibles d'être occasionnés par des populations de 10 000 et 20 000 chenilles d'*Helicoverpa armigera*/ha respectivement. Les correspondances entre ces niveaux d'infestation et les dégâts engendrés (nombre d'organes endommagés) ont été obtenues par simulation à l'aide du modèle CotonSimbad (Nibouche et al, 2003).

Les destructions d'organes sont réalisées en coupant, à l'aide de sécateur, le pédoncule floral au niveau de son point d'insertion sur la branche fructifère. Ces ablations sont effectuées sur tous les plants dans les 4 lignes centrales des parcelles à endommager. Elles sont effectuées en 2 étapes : au tout début de la floraison (où sont arrachés les 2/3 du nombre total d'organes à détruire), et une semaine plus tard est détruit le 1/3 restant. A chaque intervention, seuls les boutons floraux situés en première position des branches fructifères sont détruits ; les sites fructifères déjà abscissés au moment des ablations ne sont pas comptabilisés. Les boutons floraux ont été détruits dans le sens ascendant, en partant de la base du plant vers le sommet. Le tableau 4-1 présente les niveaux réels de dégâts ainsi créés dans chaque expérimentation.

IV.4. Itinéraire technique

Les parcelles ont été semées avec des graines délintées de la variété Irma A 1239. En 2003, les parcelles ont été ensemencées le 1^{er} juillet. Les dates de semis ainsi que les dates de destruction des boutons floraux (BF) pour les deux autres années d'expérimentation sont présentées dans le tableau 4-2.

Une fumure minérale apportant des équivalents de 200 kg de complexe NPKSB (22.10.15.5.1) a été appliquée 3 semaines après la levée dans toutes les parcelles.

Cette fumure fut complétée, 2 semaines plus tard, par un apport de 10 kg/ha de potassium.

Une protection phytosanitaire renforcée a été assurée du stade 1^{er} bouton floral (40-45 Jal) au stade d'ouverture de la moitié des capsules. Les attaques de lépidoptères et d'acariens ont été contrôlées par des traitements insecticides hebdomadaires à base d'endosulfan (375 g/ha) ou d'un mélange extemporané de pyréthrinoides (cyperméthrine à 36 g/ha) et d'organophosphorés (profénophos à 150 g/ha). Deux à trois traitements ponctuels d'aphicides à base d'acétamipride à 10 g.m.a/ha réalisés chaque année ont permis de maîtriser les pullulations de pucerons et aleurodes durant le cycle de la culture.

Les adventices ont été régulièrement éliminées des parcelles par un sarclage manuel, afin de réduire au minimum leur concurrence avec la culture.

IV.5. Croissance et développement de la plante

Les variables de croissance et de développement du cotonnier ont été suivies sur 4 à 5 plants situés à l'intérieur des placettes délimitées au centre de chaque parcelle. Les mesures et dénombrements ont été réalisés sur les mêmes plants (marqués d'une étiquette) tout au long du cycle. Ils ont porté sur les variables de développement végétatif et reproducteur.

IV.5.1. Développement végétatif

La surface d'une feuille (SFi) a été estimée à partir de sa longueur de nervure gauche par une relation allométrique du type : $SFi = a * \exp(LNg)^b$. Cette équation est établie à partir de feuilles prélevées dans les lignes de bordure des essais en 2002. Les mesures de la surface des feuilles (à l'aide d'un planimètre Delta T) et de leur longueur de nervure ont été réalisées sur une soixantaine de feuilles de tailles très variables prélevées entre 50 et 75 JAL. Le coefficient de détermination de la régression obtenue est de 0.95 (non montré). La surface foliaire des plants a ainsi été estimée à partir de mesures de nervure effectuées trois à cinq fois pendant le cycle.

Dans l'essai précoce (dispositif 1) de Guiring en 2004, la date d'abscission de chaque feuille sur les plants marqués a été relevée grâce aux observations faites tous les deux jours.

L'intervalle de temps qui sépare l'apparition de 2 feuilles (phyllochrone) dans le sens vertical et horizontal a été déterminé en 2003. Une inspection quotidienne d'une dizaine de plants choisis au hasard dans la parcelle a permis de noter les dates d'expansion des feuilles situées entre le nœud 8 et le nœud 17 de la TP. Ces feuilles ont fait l'objet de mesures de longueur de nervure, 3 fois par semaine, afin d'établir une relation entre la surface d'une feuille et son âge.

La masse d'une feuille par unité de surface (masse foliaire spécifique) a été déterminée à partir d'un échantillon de feuilles de la tige principale et des branches sympodiales prélevées tous les 10 jours. Ces observations ont été effectuées entre le 40 et 70 JAL en 2003. Après chaque prélèvement, les longueurs de nervure sont mesurées, puis les feuilles sont laissées pendant 48 heures à la température ambiante du laboratoire, et mises à l'étuve à 70° C pendant 72 heures. Après séchage, les poids secs des feuilles ont été déterminés.

IV.5.2. Développement reproducteur

La date de début de la floraison est définie comme date à laquelle 50% des plants à l'intérieur des placettes ont fleuri. Les autres stades phénologiques (date d'apparition du 1^{er} bouton floral et date d'ouverture de la 1^{ère} capsule) sont également déterminés de la même façon après dénombrement des plants.

La biomasse des capsules et des organes floraux a été déterminée à partir des prélèvements effectués en 2003 à Guiring. Pour les capsules, 14 plants ont été sélectionnés et la date de floraison sur chacun de leurs sites fructifères fut notée à partir de 60 JAL. La moitié de ces plants ont été dépouillés de leurs capsules à 94 JAL et l'autre moitié à 101 JAL. Après prélèvement, les capsules sont séchées pendant 3 jours à température ambiante, puis passées à l'étuve (à 75° C) pendant 4 à 6 jours. Après séchage, les organes fructifères sont pesés individuellement. La masse des boutons floraux et des fleurs en fonction de leur âge a été également déterminée selon le même protocole, à partir des organes floraux dont on a suivi les dates d'apparition.

Le développement des organes floraux et fructifères sur un plant, ainsi que leur abscission éventuelle ont été suivis à l'aide d'une technique de cartographie « plant mapping ». Cette technique consiste à noter sur chaque plant, lors des observations faites à 7 ou 10 jours d'intervalle : (i) la nature de la branche (non développée,

végétative ou fructifère) sur chaque nœud de la tige principale, (ii) l'état de chaque site fructifère (présence ou absence d'un organe reproducteur) et la nature de l'organe floral ou fructifère (bouton floral, fleur, capsule verte ou capsule ouverte). Un exemple de fiche de « plant mapping » est présenté en annexe 4-1. Le degré d'abscission des sites fructifères sur un plant est exprimé par un taux d'abscission (TA) correspondant au nombre de sites abscissés x 100 / nombre total de sites fructifères émis.

En 2004, le suivi de la dynamique du développement reproducteur a été effectué quotidiennement dans l'expérimentation précoce de Guiring et de Djalingo. Pour chaque bouton floral initié sur les plants marqués, nous avons noté sa date d'apparition, puis ses dates de floraison ou d'abscission éventuelle. Ce suivi journalier permet (i) de calculer, à tout moment de la phase reproductrice, l'âge de chaque organe floral ou fructifère présent sur un plant, et (ii) d'estimer un intervalle de temps moyen séparant l'initiation de 2 organes floraux sur les branches fructifères (plastochrone) dans le sens vertical et horizontal.

IV.6. Production à l'échelle du plant et de la parcelle

En fin de cycle, le coton graine de chaque capsule sur les plants marqués a été récolté individuellement, en mentionnant sa position sur les branches fructifères. Ce protocole de récolte a permis de déterminer les contributions relatives des types de branches et/ou positions à la production totale. Chaque année à l'exception de 2002, les plants marqués ont été récoltés avant les autres afin de limiter les erreurs.

Après la récolte des plants ayant fait l'objet de mesures, les plants restants dans chaque placette ont été récoltés ensemble sans aucune distinction. Les capsules récoltées sur ces plants (non marqués) ont été dénombrées afin de déterminer le poids moyen capsulaire. La production totale d'une placette correspond au cumul des productions de tous les plants (marqués ou non).

En 2002, un protocole de récolte échelonnée dans le temps (4 récoltes hebdomadaires à partir de 110 jours après la levée) a été suivi afin de déterminer les caractéristiques technologiques de la fibre. Les fibres issues de chaque récolte sont analysées par HVI (High Volume Instrument) après égrenage au rouleau.

Les analyses de données ont été effectuées à l'aide du logiciel SYSTAT version 8. Lorsqu'une différence globale (au seuil alpha de 5%) entre traitements est

significative, les moyennes sont comparées deux à deux par le test de Fisher (LSD). Les relations logistiques entre variables ont été établies à l'aide du logiciel Table Curve.

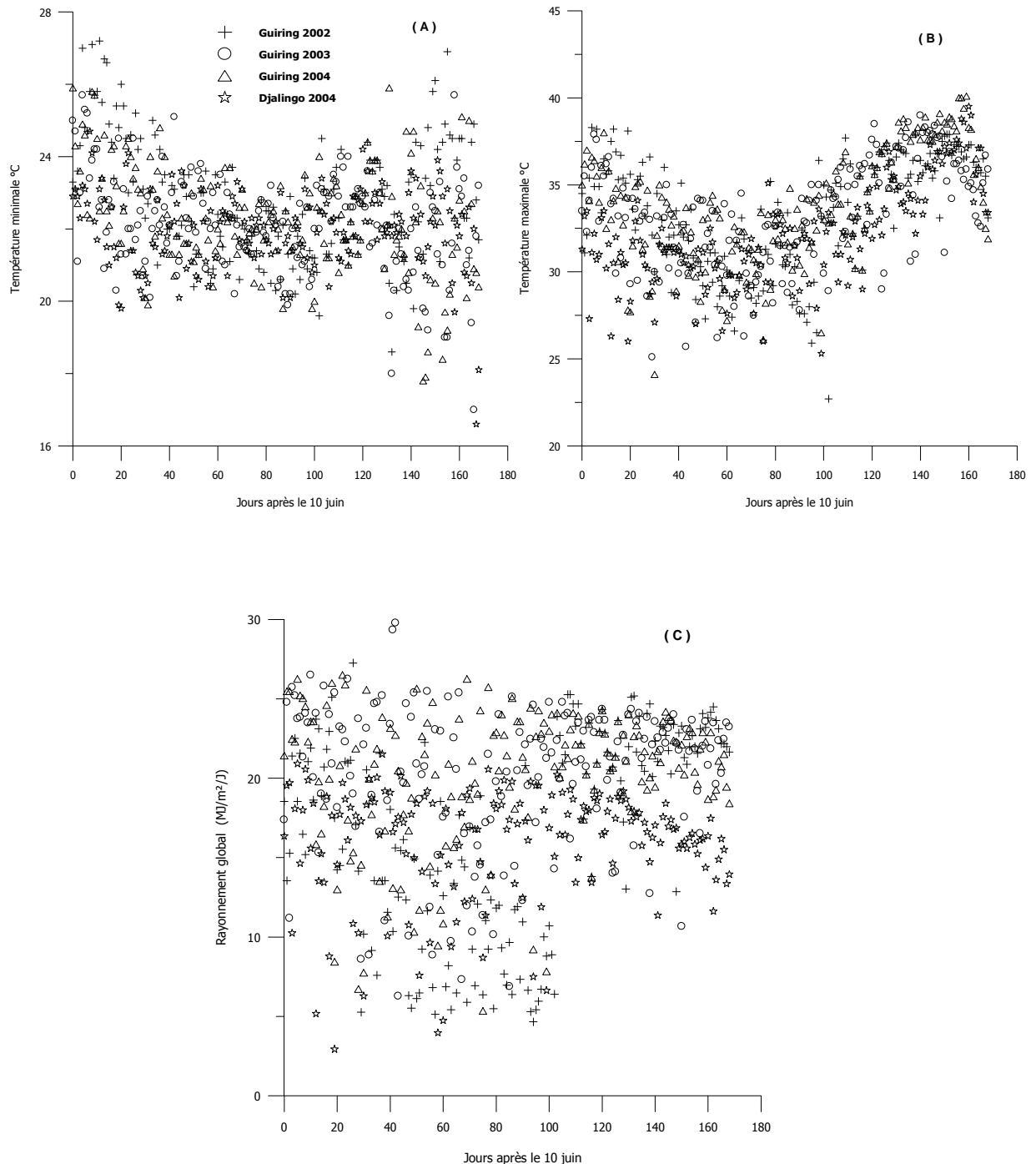


Figure 5-1 : Evolution de la température minimale (A), de la température maximale (B), et du rayonnement global (C) au cours des 3 années d'expérimentation à Guiring et à Djalingo.

V. CROISSANCE, DEVELOPPEMENT ET COMPOSANTES DE RENDEMENT EN FONCTION DES NIVEAUX DE DEGATS D'INSECTE

V.1. Introduction

Les faibles variations de températures enregistrées pendant le cycle cultural du cotonnier dans la zone d'étude, laissent penser qu'elles ont très peu d'influence sur l'aptitude de la plante à tolérer les dégâts de ravageurs. Il en est tout autrement des irrégularités inter-annuelles et saisonnières de la pluviométrie (Donfack et al., 1997). En effet sous ces latitudes où la culture cotonnière est conduite exclusivement sous pluviosité naturelle, les aléas pluviométriques et la concurrence pour le travail avec les autres cultures peuvent avoir de fortes répercussions sur l'aptitude du cotonnier à réagir aux dégâts d'insectes. Après une caractérisation des conditions climatiques des sites d'expérimentation, nous traiterons dans ce chapitre :

- l'analyse des effets des dégâts simulés d'insectes sur le rendement en coton graine, en fonction des conditions environnementales générées par la situation géographique des sites d'expérimentation d'une part, et par le décalage des dates de semis d'autre part.
- l'interprétation des variations de croissance et du développement de la plante sous la contrainte biotique,
- la détermination des mécanismes physiologiques qui sous-tendent la compensation des pertes d'organes floraux induites par les ravageurs.

V.2. Climat et disponibilité en eau

V.2.1. Variables climatiques

L'évolution des données climatiques au cours des 3 années, dans les deux sites d'expérimentation est présentée sur la figure 5-1.

Il apparaît que la température moyenne de l'air varie peu au cours de chaque saison pluvieuse, et d'une année à l'autre. Elle est relativement élevée (26 à 30 °C) en début de saison (entre le 10 juin et le 10 juillet) et en fin de saison (entre le 21 septembre et le 20 novembre), et plus basse (24 à 27 °C) en milieu de saison (entre le 11 juillet et le 20 septembre). Cette dernière période où la température moyenne diminue correspond à une phase de forte pluviosité. L'évolution des maxima est semblable à celle des températures moyennes (30 à 38 °C en début et en fin de saison, 28 à 35 °C en milieu de saison, mais les températures minimales fluctuent tout au long de cycle cultural

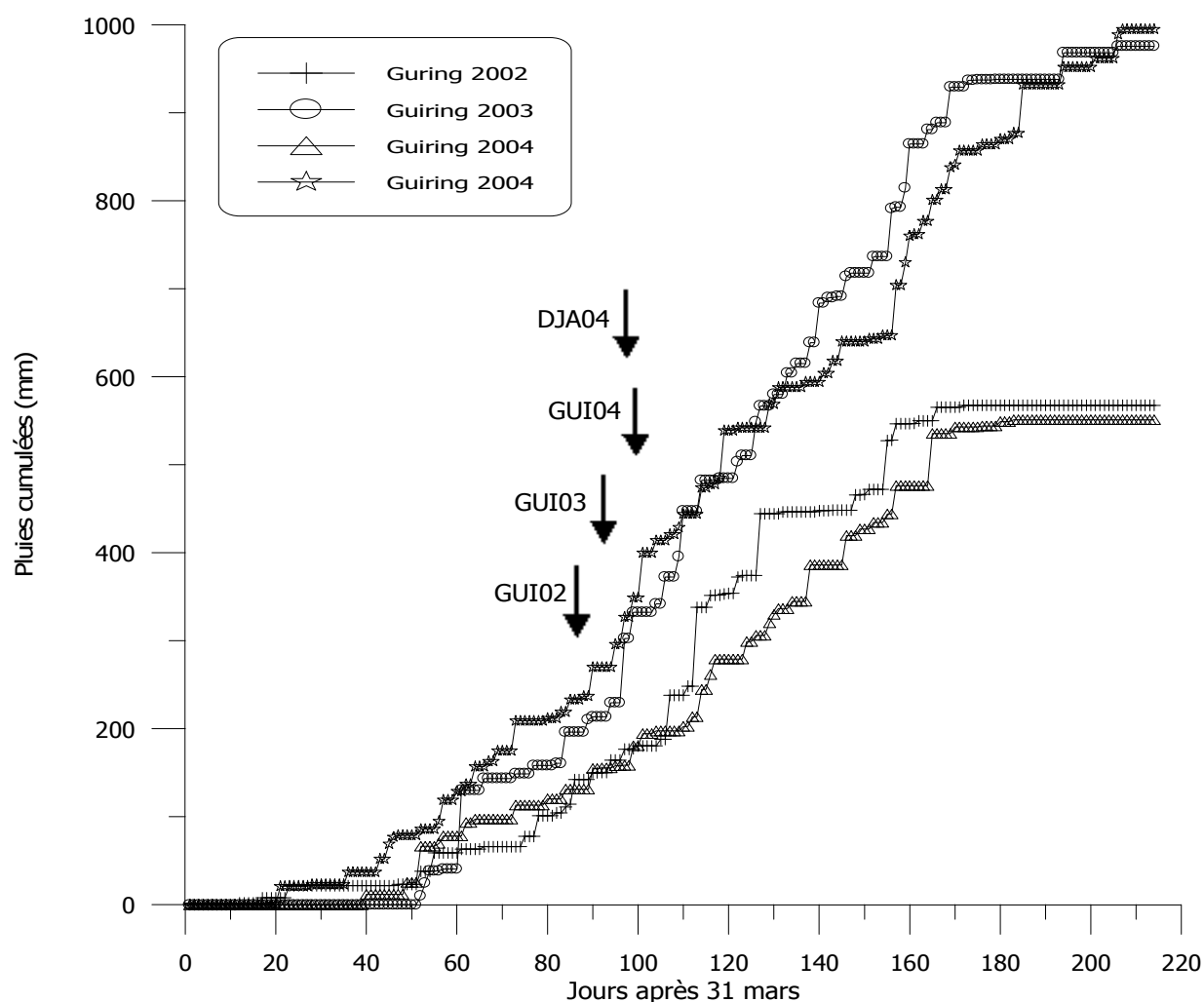


Figure 5-2 : Evolution de la pluviométrie annuelle cumulée au cours des 3 années d'expérimentation à Guiring et Djalingo.

Les barres verticales indiquent les dates de semis précoces (dispositif 1) à Guiring en 2002 (Gui02), à Guiring en 2003 (Gui03), à Guiring en 2004 (Gui04) et à Djalingo en 2004 (Dja04).

Les semis tardifs (dispositif 2) ont été réalisés 3 semaines après les semis précoces.

(figures 5-1a et 5-1b). Ces minima oscillent en moyenne entre 21 et 25 °C, avec quelques nuits fraîches (17 °C) à partir du 20 octobre.

Le rayonnement solaire global (R_g) est également très fluctuant (3 à 21 MJ/m²/j) d'une journée à l'autre sur l'ensemble de la saison, mais on peut distinguer 2 périodes différentes sur la figure 5-1c. Une première période comprise entre le 10 juin et le 20 septembre où le rayonnement moyen est de 17 MJ/m²/j, et une seconde période qui s'étend du 21 septembre au 20 novembre où l'ensoleillement est plus élevé (R_g moyen de 20 MJ/m²/j). Bien que le rayonnement global moyen sur la première période soit identique dans les 2 sites d'expérimentations (16 MJ/m²/j en moyenne), le site de Guiring situé plus au Nord de la zone cotonnière, est moins pluvieux et plus ensoleillé en fin de saison (seconde période), avec un R_g moyen 22 MJ/m²/j contre seulement 17 MJ/m²/j à Djalingo.

V.2.2. Pluviométrie et état hydrique de la culture

Les précipitations à Djalingo en 2004 et à Guiring en 2003 ont été plus abondantes qu'à Guiring en 2002 et 2004. Les totaux pluviométriques annuels enregistrés sont de 995 mm à Djalingo en 2004 et de 976 mm à Guiring en 2003, contre seulement 568 mm et 551 mm à Guiring en 2002 et 2004 respectivement (figure 5-2).

Les hauteurs de précipitations annuelles très proches comme on peut le noter en 2002 et 2004 à Guiring, cachent une irrégularité de la répartition des pluies dans le temps au cours de la saison pluvieuse. Ainsi, la hauteur des précipitations enregistrées pendant la période post-semis dans les parcelles semées précocement (dispositif 1), est de 454 mm en 2002 contre seulement 394 mm en 2004. Quant aux parcelles ensemencées tardivement (dispositif 2), elles ont reçu un total de 380 mm d'eau en 2002 pendant la période post-semis, contre seulement 307 mm en 2004.

La figure 5-3 présente l'évolution de l'état hydrique du couvert au cours du cycle. Les cultures installées précocement à Guiring subissent un stress hydrique sévère ($ETR/ETM \leq 0.4$) à partir de 99 JAL en 2002, 91 JAL en 2003 et 83 JAL en 2004. A Djalingo, ce niveau de déficit hydrique n'est atteint qu'à 119 JAL (figure 5-3a). Dans les parcelles semées tardivement (dispositif 2 conduit à Guiring uniquement), l'apparition des stress hydriques sont beaucoup plus précoces : dès le 76^{ème} JAL en 2002 et à partir du 61^{ème} JAL en 2004 (figure 5-3b).

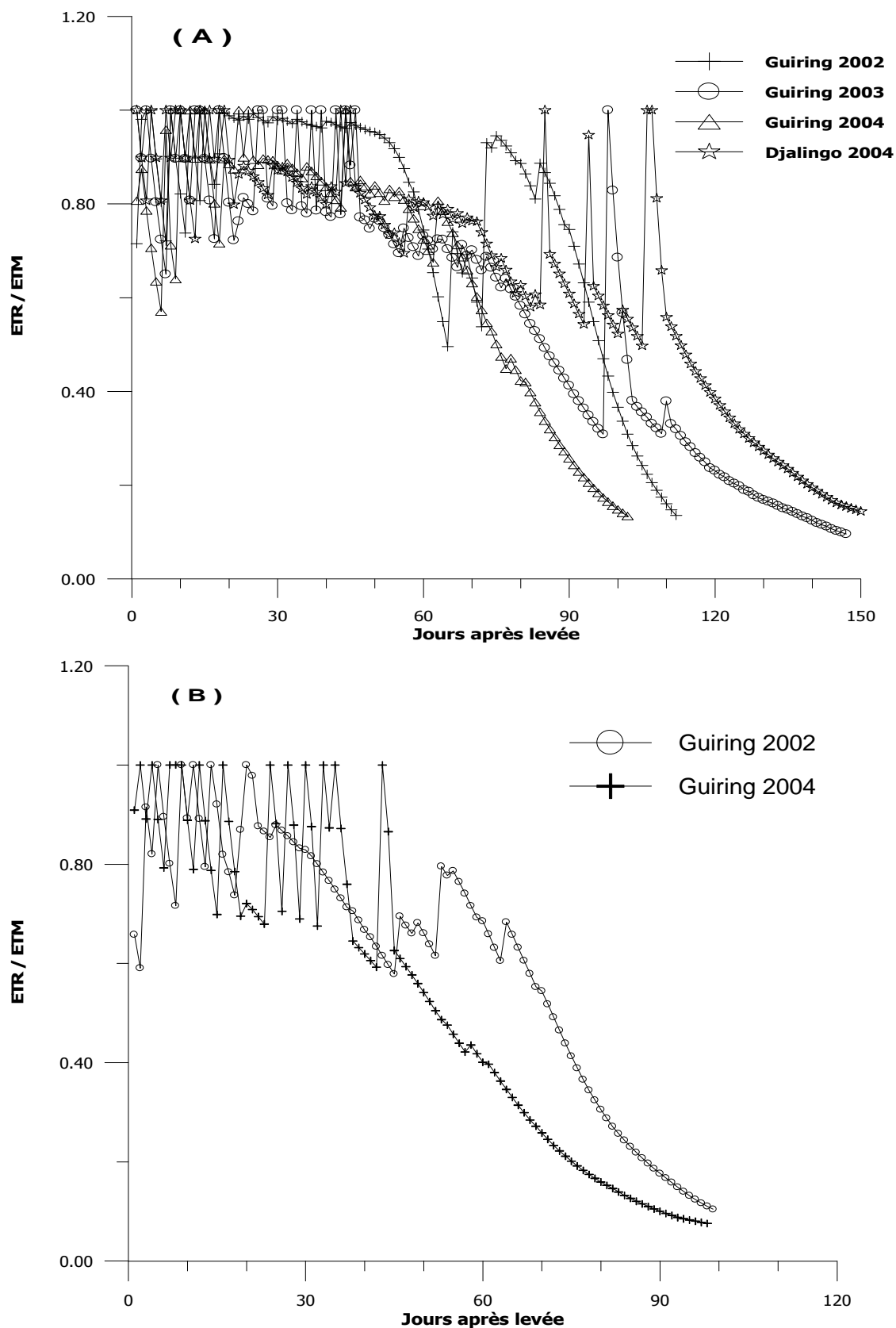


Figure 5-3 : Evolution du niveau de satisfaction en eau du couvert (rapport ETR/ETM) au cours du cycle cultural pendant les 3 années d'expérimentations.

A: parcelles semées précocement (dispositif 1); B: parcelles semées tardivement (dispositif 2).

Tableau 5-1 : Surface foliaire (cm²) mesurée à 2 stades de développement de la culture (une semaine après floraison et en fin de cycle), en fonction des dégâts simulés d'insectes et des conditions environnementales.

Dispositif 1. Les mesures de fin de première semaine de floraison, correspondant à la fin des destructions d'organes floraux, ont été effectuées le 28 août 2002 à Guiring, le 10 septembre 2004 à Guiring, et le 9 septembre 2004 à Djalingo.

Milieu	Surface foliaire (cm ²) par plant en fin de 1 ^{ère} semaine de floraison				Surface foliaire (cm ²) par plant en fin de cycle			
	T	D1	D2	Moyenne	T	D1	D2	Moyenne
Gui02	7746	7935	7574	7752 a ¹	7533	7752	7232	7506
Gui04	4537	4540	4289	4456 b	6674	6421	6606	6567
Dja04	4704	4478	4618	4600 b	6518	7595	6806	6973
Moyenne	5663	5651	5494	5602	6908	7256	6881	7015
Ppds ² (0.05)	3152				NS ³			

¹ Les valeurs suivies d'une même lettre dans une colonne ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%.

² Plus Petite Différence Significative au seuil de 5%.

³ Non significatif au seuil de 5%

Tableau 5-3 : Surface foliaire (cm²) mesurée à 2 stades de développement de la culture (une semaine après floraison et en fin de cycle), en fonction des dégâts simulés d'insectes en 2002 et en 2004 à Guiring. Dispositif 2. Les mesures de fin de première semaine de floraison, correspondant à la fin des destructions d'organes floraux, ont été effectuées le 18 septembre en 2002 et le 29 septembre en 2004.

Année	Surface foliaire (cm ²) par plant en fin de 1 ^{ère} semaine de floraison				Surface foliaire (cm ²) par plant en fin de cycle			
	T	D1	D2	Moy.	T	D1	D2	Moy.
2002	5003	4978	5175	5052	6429	5686	5944	6019
2004	4778	4490	4481	4583	6376	5553	5256	5728
Moyenne	4890	4734	4828	4817	6402	5619	5600	5874
Ppds ¹ (0.05)	ns ²				ns			

¹ Plus Petite Différence Significative au seuil de 5%.

² Non significatif au seuil de 5%

Tableau 5-2a : Profil de croissance foliaire pendant la période post-dégâts à Guiring en 2002. Dispositif 1. Pour chaque groupe de nœuds successifs sur la tige principale, les valeurs représentent l'écart moyen de surface foliaire entre la fin de cycle et la fin de la première semaine de floraison. Données calculées à partir de 16 plants par niveau de dégâts.

	Ecart de surface foliaire (cm ²) entre la fin de cycle et DF+7					
	NND ³	BV ⁴	BF ⁵ 1 à 4	BF 5 à 11	BF 12 à 16	BF 17 à 21
Témoin	0	35	-865	264 b ²	328	25
Dégât 1	0	-205	-907	682 a	239	8
Dégât 2	0	-261	-679	413 ab	183	3
Ppds ¹ (0.05)	-	-	-	418	-	-

¹ Plus petite différence significative au seuil de 5%

² Les valeurs suivies d'une même lettre dans une colonne ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%.

³ Nœuds « non développés » ou dormants sur la partie basale du plant

⁴ Branches végétatives ⁵ Branches fructifères

Tableau 5-2b : Profil de croissance foliaire pendant la période post-dégâts à Guiring en 2004. Dispositif 1. Les valeurs représentent l'écart moyen de surface foliaire entre la fin de cycle et la fin de la première semaine de floraison. Données calculées à partir de 16 plants par niveau de dégâts.

	Ecart de surface foliaire (cm ²) entre la fin de cycle et DF+7					
	NND	BV	BF 1 à 4	BF 5 à 11	BF 12 à 16	BF 17 à 21
Témoin	0	261	-99	1565	548	22
Dégât 1	0	251	-150	1513	480	29
Dégât 2	0	321	96	1470	561	20
Ppds ¹ (0.05)	-	-	-	-	-	-

¹ Plus petite différence significative au seuil de 5%

Tableau 5-2c : Profil de croissance foliaire pendant la période post-dégâts à Djalingo en 2004. Dispositif 1. Les valeurs représentent l'écart moyen de surface foliaire entre la fin de cycle et la fin de la première semaine de floraison. Données calculées à partir de 16 plants par niveau de dégâts.

	Ecart de surface foliaire (cm ²) entre la fin de cycle et DF+7					
	NND	BV	BF 1 à 4	BF 5 à 11	BF 12 à 16	BF 17 à 21
Témoin	-91	825 b	-1132	1691 b	545	78
Dégât 1	-158	1638 a	-1330	2376 a	556	38
Dégât 2	-167	1068 ab	-1309	1955 ab	543	101
Ppds ¹ (0.05)	-	813	-	685	-	-

¹ Plus petite différence significative au seuil de 5%

² Les valeurs suivies d'une même lettre dans une colonne ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%.

V.3. Croissance et développement

V.3.1. Croissance et développement végétatif

Dans le dispositif 1, l'évaluation de la croissance végétative à la fin de l'imposition des dégâts montre qu'à Gui2002 la surface foliaire par plant est plus importante qu'à Gui2004 et Dja2004, mais cette différence s'estompe en fin de cycle (tableau 5-1).

Bien que les dégâts d'insectes n'aient pas d'effet sur la surface foliaire totale, ils affectent le rythme de croissance foliaire sur certains nœuds de la tige principale. Ainsi, au cours de la période de récupération comprise entre la fin de dégâts (fin de la première semaine de floraison) et l'arrêt de croissance, les plants légèrement endommagés (D1) à Gui2002 et Dja2004 ont une surface foliaire plus importante au niveau des nœuds 5 à 11 que les témoins sans dégât. Cette stimulation de la croissance foliaire est également observée sur les branches végétatives à Dja2004 (Tableau 5-2a,b,c).

Dans le dispositif 2, les surfaces foliaires mesurées après la première semaine de floraison (fin des dégâts) et vers la fin du cycle, sont comparables pendant les 2 années d'expérimentation (tableau 5-3). Les attaques simulées de ravageurs n'ont aucune incidence sur la croissance foliaire à ces 2 stades de développement de la plante.

V.3.2. Croissance et développement reproducteur

V.3.2.1. Mise en place des sites fructifères

Lorsque les semis sont effectués précocement (dispositif 1), les dégâts d'insecte n'affectent pas la dynamique de développement reproducteur. La mise en place des sites fructifères s'effectue au même rythme indépendamment des niveaux de dégâts, dans chacune des trois situations culturales (figure 5-4).

Le nombre total de sites fructifères émis par plant à Dja2004 est significativement supérieur à ceux de Gui2002 et Gui2004 (+55%).

Comme dans le cas des semis précoces, la vitesse d'émission des sites fructifères dans les parcelles semées tardivement (dispositif 2), n'est pas modifiée par les dégâts d'insectes simulés (figure 5-5). Le nombre total de sites fructifères émis en fin de cycle n'est pas significativement différent entre les années 2002 et 2004.

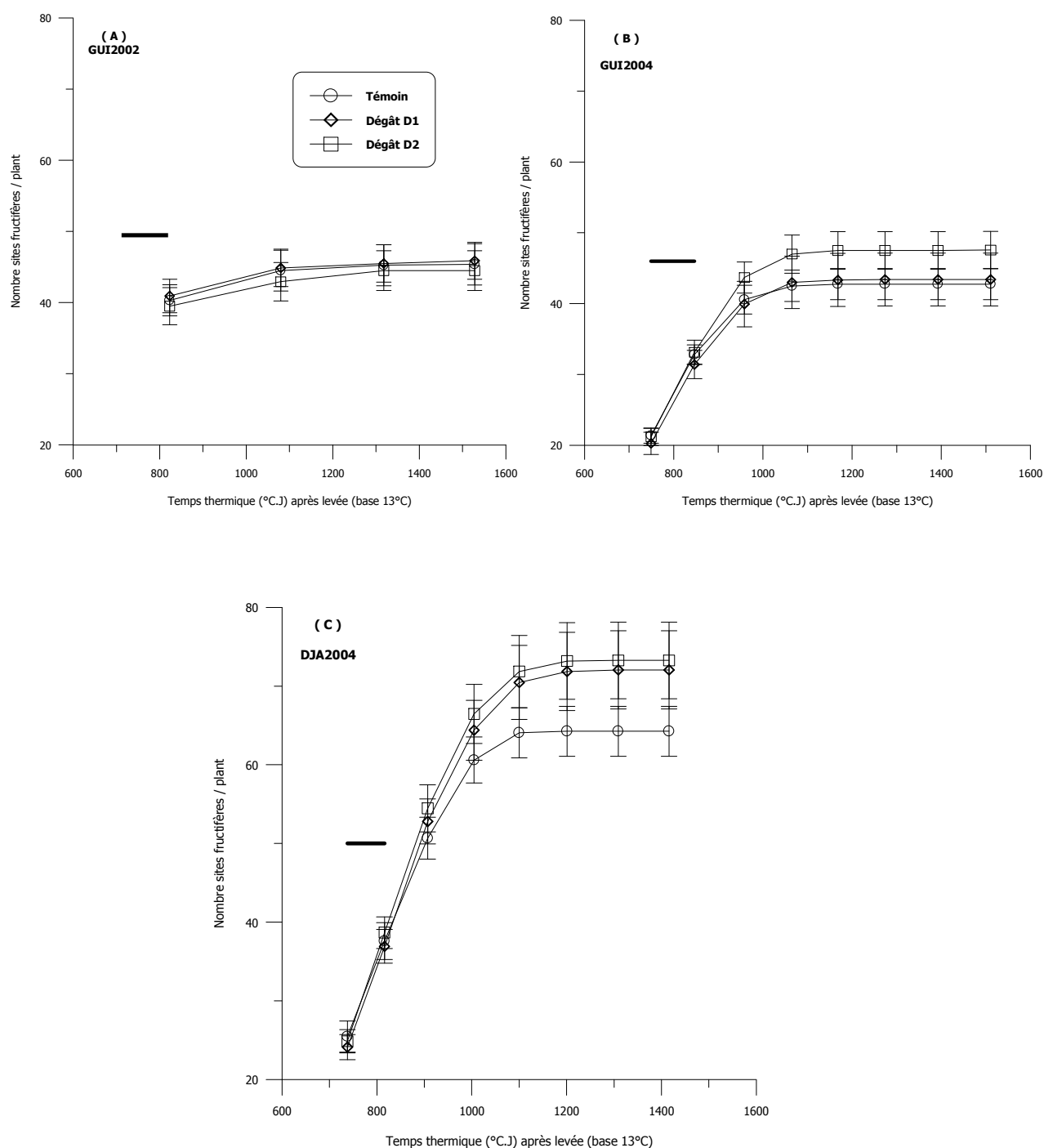


Figure 5-4 : Dynamique de production de sites fructifères par plant moyen, en fonction de l'intensité de dégâts simulés à Guiring en 2002 (A) et 2004 (B), et à Djalingo en 2004 (C). Dispositif 1.

Les barres verticales représentent les erreurs standards de la moyenne de 16 plantes.

Les traits horizontaux indiquent les périodes de simulation des dégâts d'insectes.

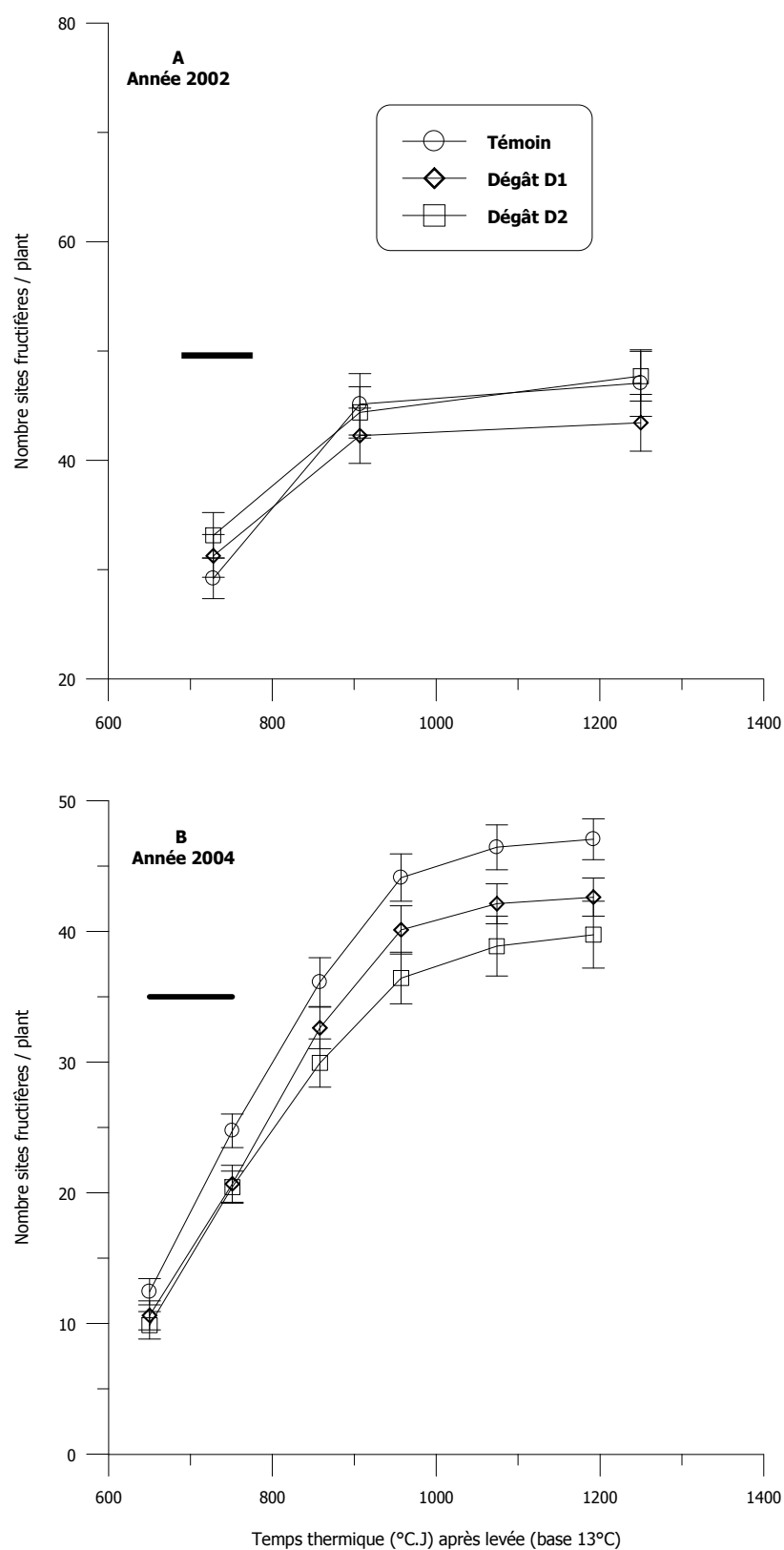


Figure 5-5 : Dynamique de mise en place de sites fructifères sur le plant moyen en fonction des dégâts simulés en 2002 (A) et 2004 (B) [dispositif 2]. Chaque valeur Les barres verticales représentent les erreurs standards de la moyenne de 16 plantes par niveaux de dégâts. Les barres horizontales indiquent les périodes de simulation des dégâts d'insectes.

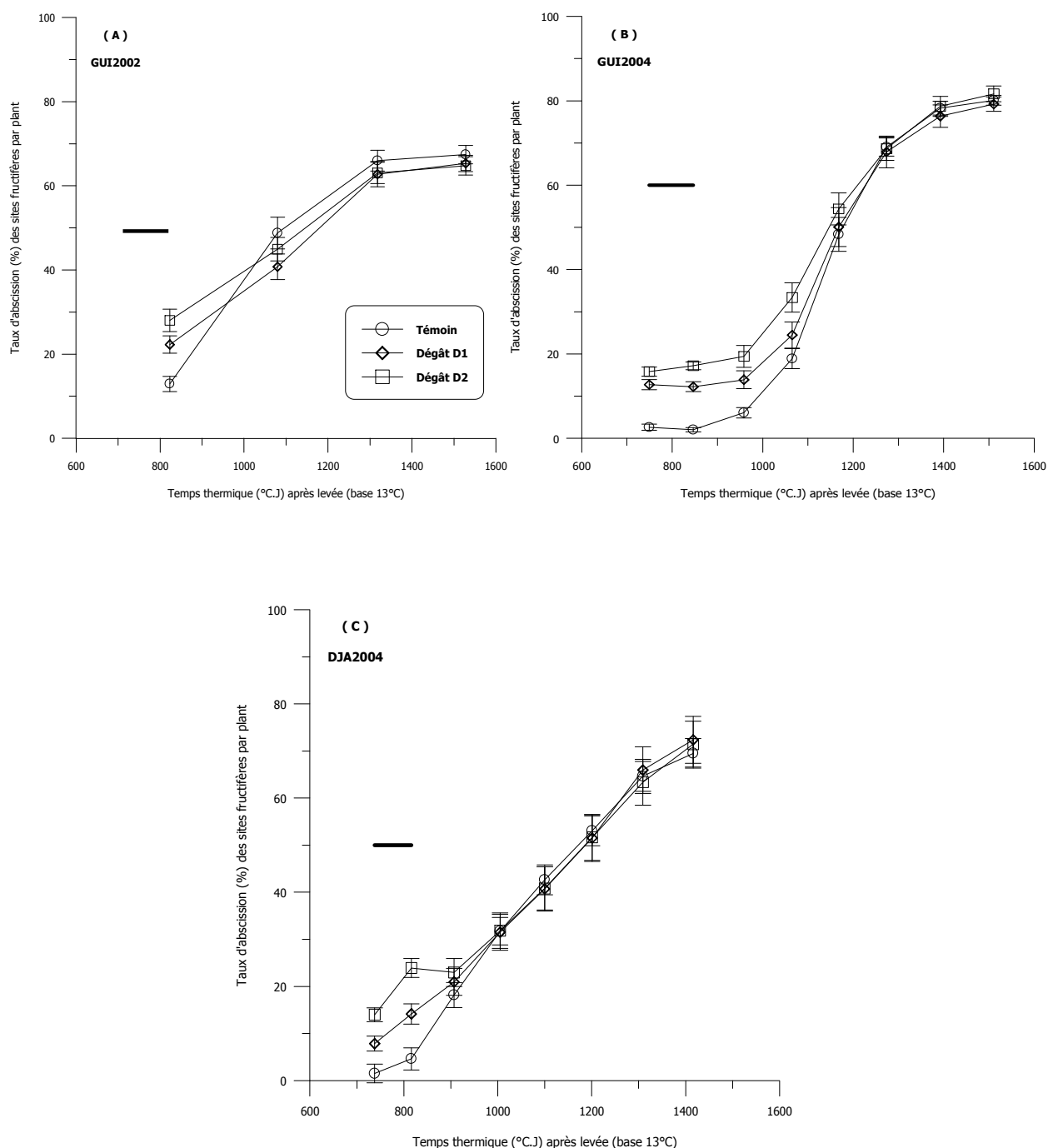


Figure 5-6 : Effets des dégâts simulés d’insectes sur l’abscission des sites organes floraux et fructifères au niveau d’un plant moyen. Dispositif 1. Chaque valeur est une moyenne de 16 plantes.

Le nombre d’organes reproducteurs abscissés à chaque date, est exprimé en pourcentage du nombre total de sites fructifères initiés.

A : site de Guiring en 2002 ; **B** : site de Guiring en 2004 ; **C** : site de Djalingo en 2004.

Les barres verticales représentent les erreurs standards de la moyenne des 16 plants.

Les traits horizontaux indiquent les périodes de simulation des dégâts d’insectes.

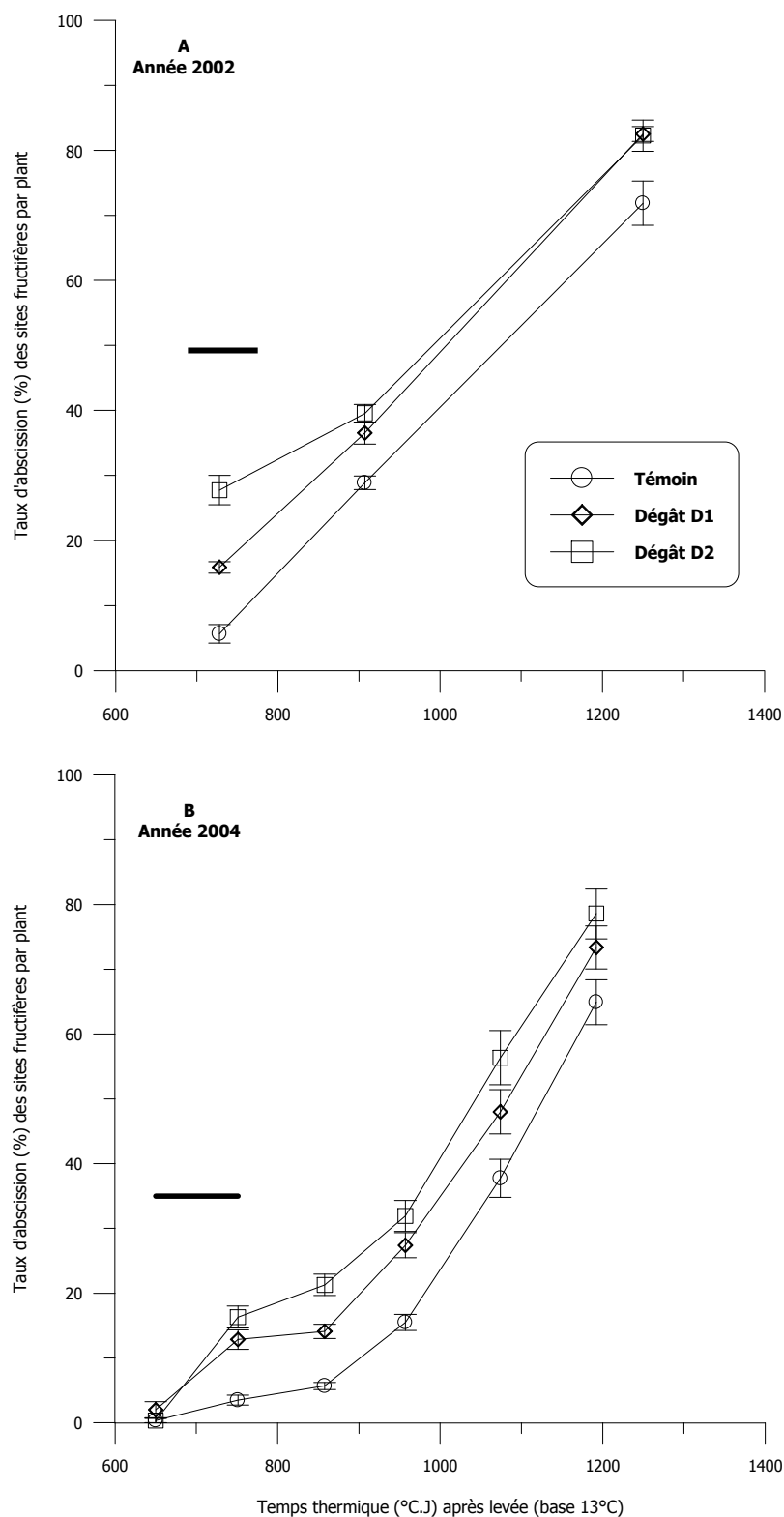


Figure 5-7 : Effets des dégâts d'insectes simulés sur la dynamique d'abscission des sites fructifères au niveau du plant moyen. Dispositif 2.

Expérimentation conduite en 2002 (A) et en 2004 (B) à Guiring.

A chaque date d'observation, le nombre total d'organes floraux et fructifères abscissés est exprimé en pourcentage du nombre total de sites fructifères initiés.

Les barres verticales représentent les erreurs standards de la moyenne de 16 plantes.

Les traits horizontaux indiquent les périodes de simulation des dégâts d'insectes.

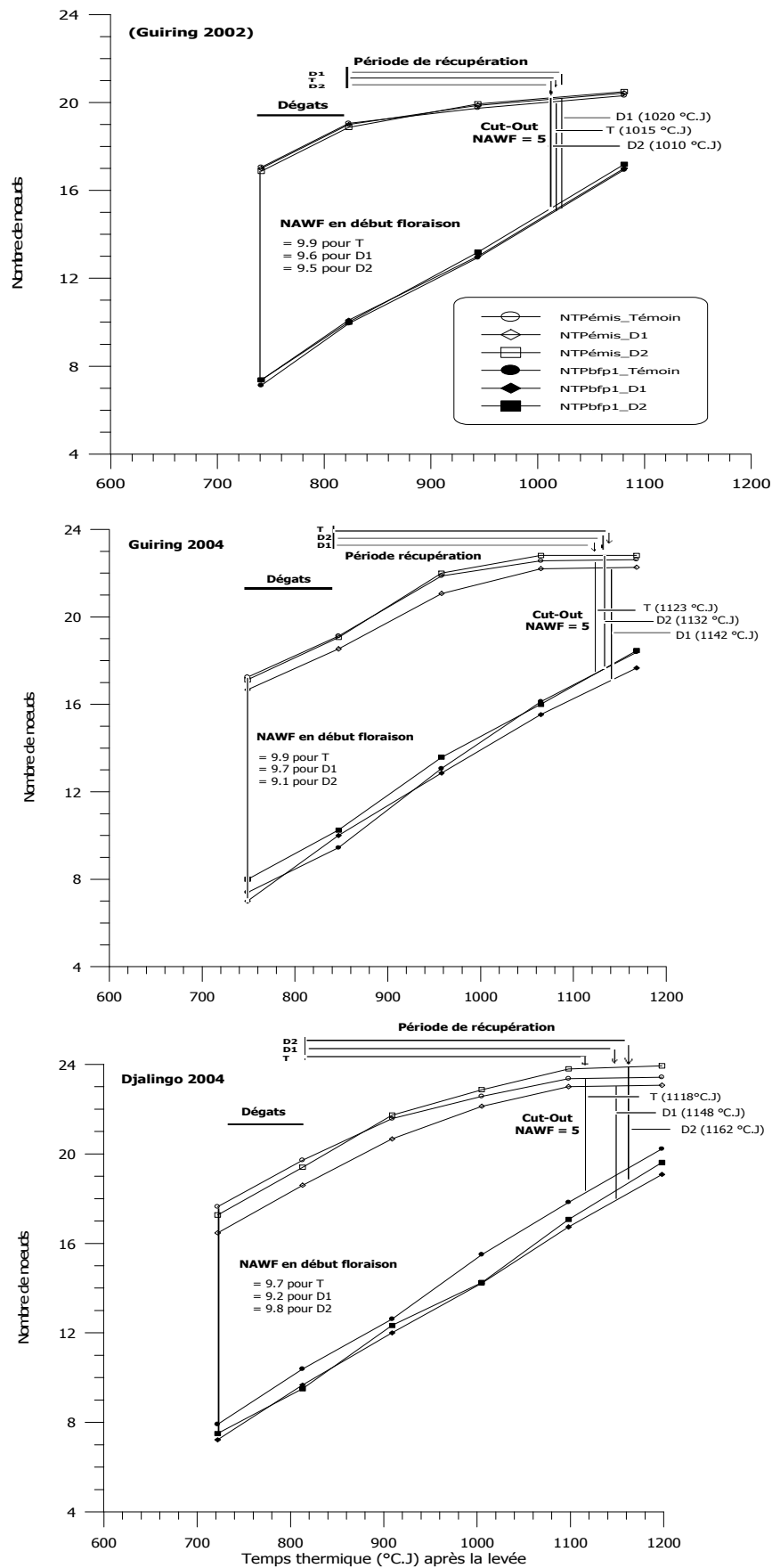


Figure 5-8 : Emission de nœuds sur la tige principale (symbole évidé), et des fleurs en position 1 sur les branches fructifères (symbole plein) en fonction du temps. Dispositif 1. Valeurs moyennes de 16 plantes par niveau de dégâts simulés d'insectes.

V.3.2.2. Abscission des organes reproducteurs

L'intensité de la chute des organes floraux et fructifères est évaluée en terme relatif par le taux d'abscission, ce qui revient à exprimer le nombre d'organes abscissés en pourcentage du nombre de sites émis.

Dans le dispositif 1, les dégâts d'insectes entraînent une réduction progressive des taux d'abscission dès la fin d'imposition de la contrainte pour atteindre un niveau comparable à celui du témoin au bout d'une à trois semaines selon les années et localités (figure 5-6). La comparaison des taux d'abscission cumulés des organes reproducteurs vers la fin du cycle (somme de degrés jours base 13°C après levée >1200°C) entre les 3 situations culturales, montre que les pertes de sites fructifères sont plus importantes à Gui2004 et plus faibles à Gui2002 (65.9% ; 73.5% et 80.3% pour Gui2002, Dja2004 et Gui2004 respectivement).

Dans le cas des semis tardifs en revanche (dispositif 2), les écarts d'abscission créés en début de floraison entre les plants endommagés et les plants témoins se maintiennent jusqu'en fin de cycle (figure 5-7).

V.3.2.3. NAWF, période de floraison utile et période de récupération

V.3.2.3.1. NAWF

Le nombre de nœuds au-dessus de la dernière fleur blanche au temps t ($NAWF_t$) correspond à la différence entre le nombre de nœuds émis sur la tige principale ($NTP_{émis}$) et le nombre de nœuds sur la tige principale portant une branche fructifère dont le site fructifère en première position a fleuri ($NTP_{bfP1\ fleuris}$).

Dans les parcelles semées précocement (dispositif 1), le NAWF est égale à 10 en moyenne au début de la floraison (figure 5-8). Cette valeur diminue régulièrement au cours du développement reproducteur jusqu'à 2 ou 3 à la fin de nos observations (la baisse du NAWF se poursuit après l'arrêt des observations pour atteindre la valeur zéro en fin de cycle). La date à laquelle le NAWF est égale à 5 a été définie comme date d'arrêt de croissance ou « cut-out ». Ce stade phénologique est atteint plus ou moins tôt en fonction des conditions du milieu. Ainsi, la comparaison des dynamiques de développement des plants témoins, montre que le « cut-out » est atteint assez tôt en 2002 à Guiring (vers 1020 °C.J après la levée, soit 74 Jal), alors qu'il n'apparaît que 6

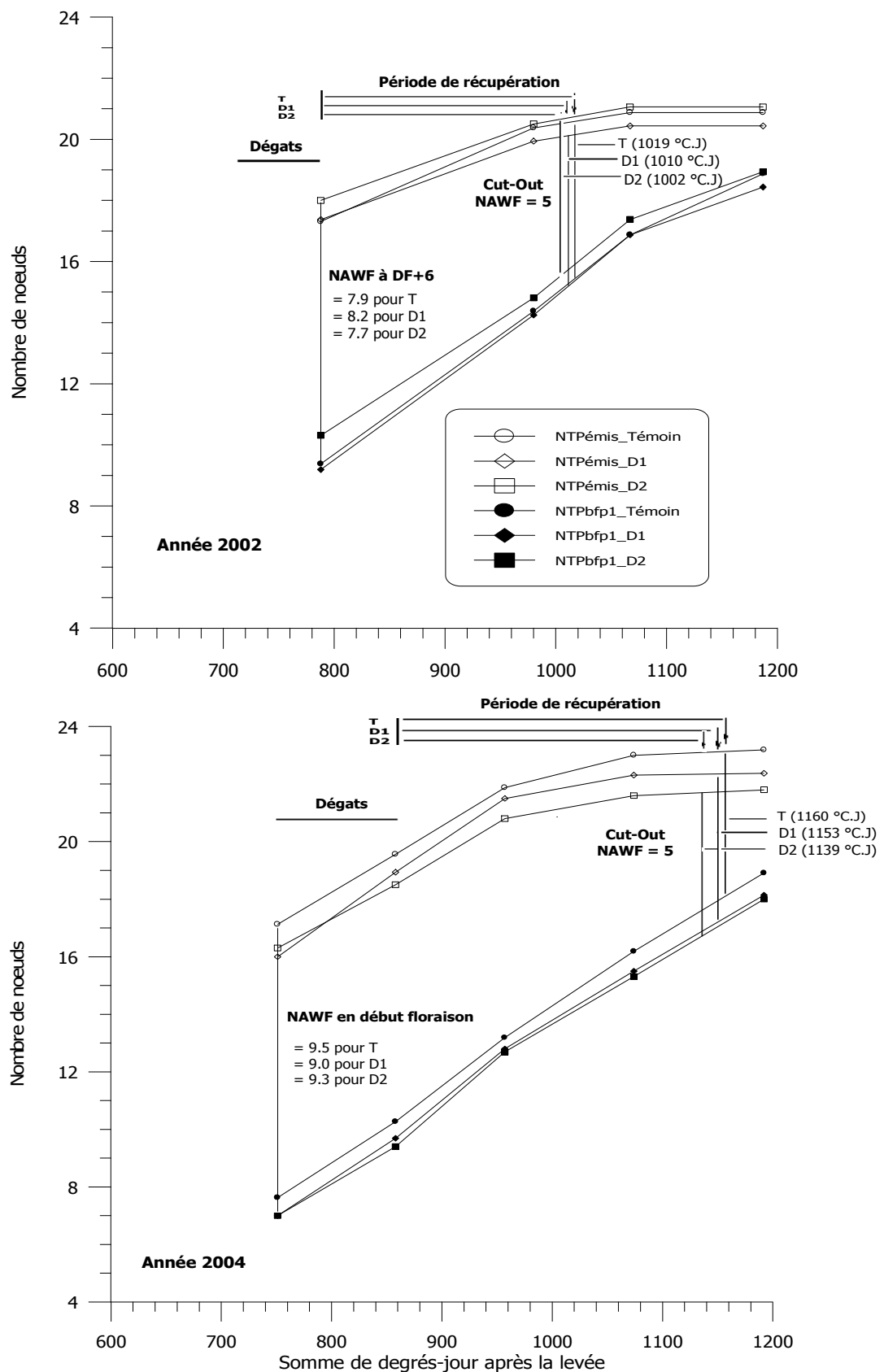


Figure 5-9 : Emission de nœuds sur la tige principale (symbole évidé), et des fleurs en position 1 sur les branches fructifères (symbole plein) en fonction du temps. Dispositif 2. Valeurs moyennes de 16 plantes par niveau de dégâts simulés d'insectes.

à 10 jours plus tard en 2004 dans les parcelles de Djalingo (1118 °C.J, soit 85 Jal) et de Guiring (1123 °C.J, soit 80 Jal) (figure 5-8).

Les dégâts d'insecte ont relativement peu d'incidence sur la durée du développement reproducteur. A Guiring, les plants endommagés atteignent le « cut-out » au même moment que les plants témoins (écart de moins de 20 °C.J), mais à Djalingo, un retard de 2 à 3 jours est observé sur les plants endommagés (+30°C.J pour D1 et +44°C.J pour D2 comparativement aux plants témoins) (figure 5-8).

Dans les parcelles semées tardivement (dispositif 2), les plants ont émis, en début de floraison, 9 nœuds non fleuris en P1 des branches fructifères (figure 5-9b). Ce nombre de nœuds non fleuris diminue ensuite au cours de la floraison pour atteindre la valeur 5 (« cut-out ») vers 76 Jal (1019 °C.J) en 2002, et vers 81 Jal (1160 °C.J) en 2004 (figure 5-9a et 5-9b). Comme dans le dispositif 1, l'arrêt de croissance est plus précoce en 2002 qu'en 2004, en raison probablement d'une force de puits reproducteur plus importante.

Afin d'évaluer la pertinence physiologique de la valeur seuil du NAWF définie par Bourland et al. (1992) pour déterminer la dernière fleur participant au rendement, nous avons calculé la proportion de coton graine produite au niveau des 5 dernières branches fructifères dont les sites n'avaient pas encore fleuri au moment du « cut-out » (NAWF =5). Il apparaît dans toutes les expérimentations, à l'exception du semis précoce à Guiring en 2002, que les BF non fleuries à la date du « cut-out », fournissent moins de 2% de la récolte totale (annexes 5-1 et 5-2). Contrairement aux autres expérimentations, l'analyse du profil de récolte en 2002 à Guiring (dispositif 1), révèle que près de 10% de coton-graine sont produits au niveau des phytomères reproducteurs non encore fleuris à la date présumée du cut-out. Des résultats similaires où les capsules situés sur les 5 dernières branches fructifères (vers le sommet du plant) participent de façon non négligeable au rendement ont été également rapportés par Bednarz et Nichols (2005). Après avoir observé que 6 à 21% de fibre sont produits après le cut-out conventionnel (NAWF=5), ces auteurs ont fixé à 3 la valeur seuil du NAWF à partir de laquelle la maturité physiologique serait atteinte dans les conditions de culture du Texas. En effet, le concept de Bourland et al. (1992) relatif au développement reproducteur, a été conçu dans un climat humide (Arkansas, USA) où les conditions climatiques et les pressions de ravageurs (insectes

essentiellement) en fin de cycle sont défavorables à la maturation des dernières capsules. Dans notre d'étude, les contraintes environnementales en fin de saison (déficit hydrique associé ou non à la pression des ravageurs) ont également limité la maturation des dernières capsules formées dans la plupart des expérimentations. Toutefois, le cas particulier du semis précoce de Guiring en 2002, laisse penser qu'en plus des conditions environnementales, la charge en capsules de la plante serait un facteur déterminant par rapport au « cut-out ». Ainsi, l'importance des puits reproducteurs par rapport à la disponibilité en assimilats aurait anticipé l'arrêt de croissance, sans que la maturation des dernières capsules ne soit stoppée en raison, sans doute, des conditions hydriques favorables.

V.3.2.3.2. Période de floraison utile et période de récupération

La période de floraison utile est définie comme la période pendant laquelle les fleurs qui participeront au rendement se mettent en place (Bourland et al., 1997). Elle débute à la floraison et se termine au « cut-out ».

La période de récupération correspond à une partie de la période de floraison utile comprise entre la fin des dégâts d'insecte et l'arrêt de croissance. Elle représente la durée du développement reproducteur pendant laquelle se mettent en place les mécanismes de compensation. La figure 5-8 montre que, dans les parcelles témoins sans dégâts du dispositif 1, la période de récupération s'étend sur 15 jours (192 °C.J) à Guiring en 2002, et sur 19 jours (276 °C.J) en 2004. Elle dure un peu plus longtemps à Djalingo en 2004 (23 jours, soit 305 °C.J). Cette période qui dépend essentiellement de la date de « cut-out », est très peu affectée par les dégâts d'insectes (décalage de 1 à 3 jours selon conditions pédo-climatiques du milieu de culture (figure 5.8)).

On retrouve à peu près les mêmes temps de développement reproducteur post-dégâts dans les parcelles semées tardivement (dispositif 2). En 2002, la période de récupération dure 16 jours (231°C.J) sur les plants non endommagés, et en 2004, elle s'étend sur 19 jours, soit 302 °C.J (figure 5-9). Un écart de moins de 2 jours de la durée de cette période est observé entre les plants témoins et les plants endommagés.

V.4. Rendement en coton graine et ses composantes

Le rendement en coton graine peut être exprimé comme le produit du nombre de capsules (à l'unité de surface) par le poids moyen d'une capsule. L'analyse du

Tableau 5-4 : Rendement et composantes de rendement en coton graine, en fonction des dégâts d'insectes et des conditions du milieu (dispositif 1). Le Poids moyen capsulaire a été calculé en divisant le poids de coton graine par le nombre de capsules récoltées dans une placette (10 m²).

	Rendement (g / m ²)			Nombre de capsules/m ²			Poids d'une capsule (g)		
	Gui2002	Gui2004	Dja2004	Gui2002	Gui2004	Dja2004	Gui2002	Gui2004	Dja2004
T	222.7 b ¹	124.9 c	249.5 a	60.9 a	50.0 b	56.4 a	3.67 b	2.54 c	4.43 a
D1	237.6 b	120.9 c	281.9 a	65.7 a	43.5 b	59.6 a	3.62 b	2.91 c	4.75 a
D2	215.7 b	115.9 c	265.4 a	62.2 a	38.8 b	59.2 a	3.52 b	3.08 c	4.47 a
Moyenne	225.3 b	120.6 c	265.6 a	62.9 a	44.1 b	58.4 a	3.6 b	2.8 c	4.6 a
Ppds ² (0.05)		40.3			4.6			0.76	

¹ Les valeurs suivies d'une même lettre dans une colonne ou ligne ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%.

² Plus Petite Différence Significative au seuil de 5%.

Tableau 5-5 : Effets des dégâts sur les variables de production de coton graine. Dispositif 1. Valeurs moyennes des 3 essais (Djalango 2004, Guiring 2002 et 2004) par niveau de dégâts d'insecte.

Variables	Niveaux de dégâts d'insectes			P	CV ¹ (%)
	T	D1	D2		
Rendement (g/m ²)	196.3	201.7	187.9	0.43	13.1
Nombre de capsules / m ²	54.8	55.8	52.7	0.79	19.6
Poids moyen capsulaire (g)	3.58	3.61	3.56	0.98	16.4

¹ Coefficient de variation

Tableau 5-6 : Rendement et composantes de rendement en coton graine en fonction des dégâts d'insectes et des conditions de l'année. Dispositif 2. Chaque valeur est une moyenne des 4 répétitions.

	Rendement (g/m ²)			Nombre de capsules/m ²			Poids d'une capsule (g)		
	2002	2004	Moy	2002	2004	Moy	2002	2004	Moy
T	117.3	101.0	109.2 a ¹	39.4	32.7	36.1 a	2.97 a	3.10 a	3.04 a
D1	85.2	78.2	81.7 b	28.8	30.0	29.4 b	2.95 a	2.64 b	2.80 b
D2	78.0	64.0	71.0 c	27.5	24.7	26.1 b	2.82 b	2.62 b	2.72 c
Moyenne	93.5	81.1	87.3	31.9	29.1	30.5	2.91	2.79	2.85
Ppds ² (0.05)		10.7			3.5			0.08	

¹ Les valeurs suivies d'une même lettre dans une colonne ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%.

² Plus Petite Différence Significative au seuil de 5%.

rendement et de ses 2 composantes dans le dispositif 1, ne révèle aucune interaction entre les dégâts d'insectes et le milieu de culture (combinaison lieu/année) ($P > 0.05$). Une comparaison des rendements en coton-graine récolté au niveau des placettes, montre qu'ils sont significativement plus élevés à Dja2004 et Gui2002 qu'à Gui2004 (tableau 5-4). Malgré une importante différence des sites fructifères émis par plant entre les parcelles de Gui2002 et Dja2004 (paragraphe V.3.2.1), le nombre total de capsules arrivant à maturité est relativement proche dans ces 2 situations culturales (58.4 capsules/m² et 62.9 capsules/m² pour Dja2004 et Gui2002 respectivement). Ces quantités de capsules récoltées sont significativement supérieures à celle de Gui2004 (44.1 capsules/m²). Le poids des capsules individuelles est également plus important à Dja2004 et Gui2002 (4.48 et 3.60 g respectivement) contre seulement 2.85 g à Gui2004.

L'absence d'interaction entre dégâts et milieu de culture, permet d'analyser l'effet des dégâts d'insectes indépendamment des potentialités du milieu. Les résultats de cette analyse montrent que les parcelles endommagées (traitements D1 et D2) produisent autant de coton graine que les parcelles témoins sans dégâts (traitement T). Le nombre de capsules par unité de surface, à la récolte, est également équivalent entre les témoins et les parcelles ayant subi des ablations d'organes floraux ($P > 0.05$). Aucune différence significative de poids moyen capsulaire n'est observée entre objets endommagés et les témoins (tableau 5-5).

Dans les parcelles installées tardivement (dispositif 2), les effets des dégâts sur le rendement et sur le nombre de capsules matures ne sont pas liés aux conditions de l'année (interaction entre les facteurs dégât et année non significative ($P > 0.05$)) (tableau 5-6). Pour ces deux variables, aucune différence significative n'est observée entre années, mais on note un effet significatif des dégâts simulés de lépidoptères. Le tableau 5-6 montre que les rendements moyens (des 2 années) sont plus faibles dans les parcelles endommagées (objets D1 et D2) par rapport au témoin. Contrairement aux deux premières variables de production, le poids moyen capsulaire varie en fonction des niveaux de dégâts de lépidoptères et des conditions de l'année (interaction entre dégât et année significative), mais la tendance globale est à la réduction du poids moyen individuel des capsules sur les plants endommagés (tableau 5-6).

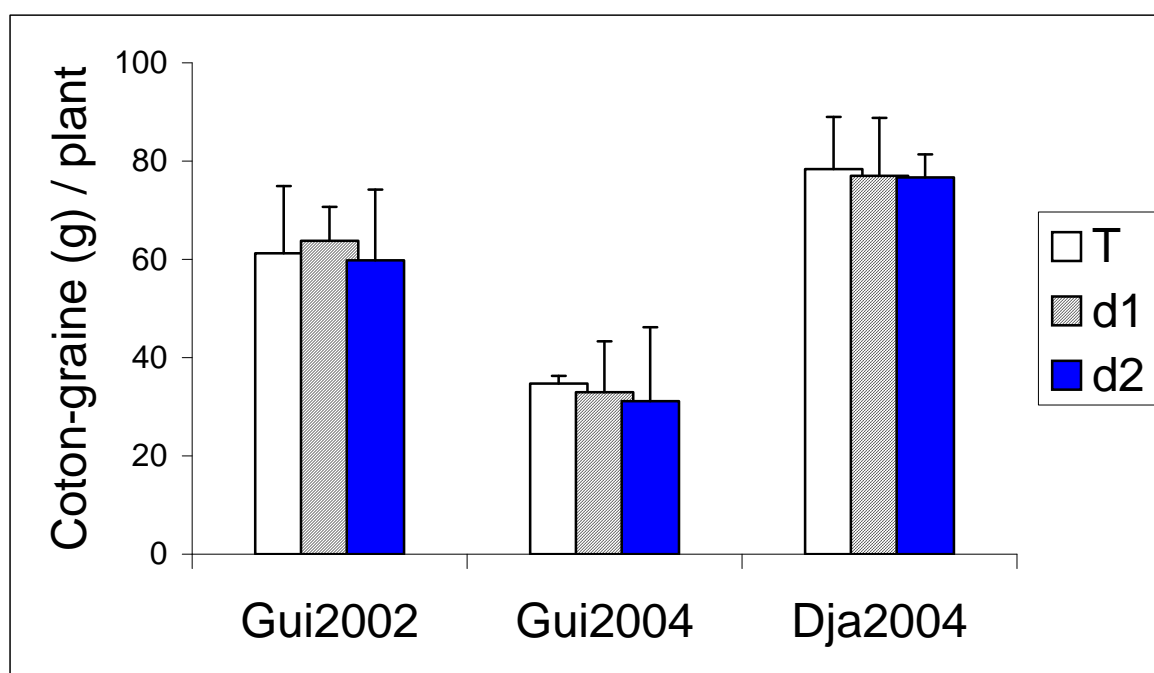


Figure 5-10 : Effets des dégâts d'insecte simulés sur la production de coton-graine, en fonction des conditions culturales à Guiring (Gui) et Djalingo (Dja) en 2002 et 2004.

Dispositif 1. Valeurs moyennes de 16 plants par niveaux de dégâts (T, D1 et D2).

Les barres verticales représentent les écartypes.

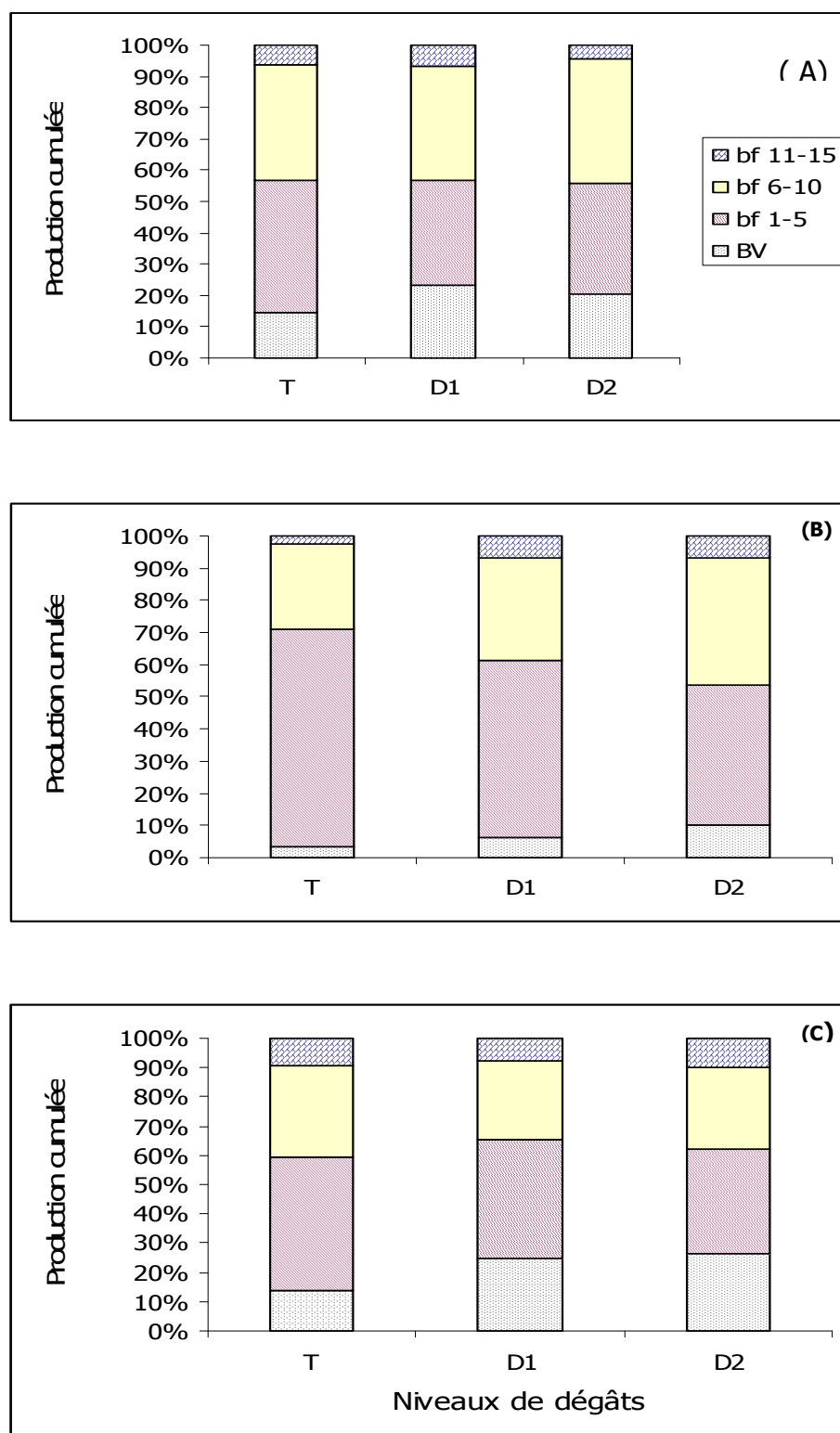


Figure 5-11 : Contribution relative des nœuds de la tige principale à production de coton-graine par plante, en fonction des niveaux de dégâts d'insecte simulés (dispositif 1). Valeurs moyennes calculées à partir de 16 plantes par niveau de dégâts.

A : Guiring en 2002, B : Guiring en 2004, et C : Djalingo en 2004.

BV = Branche végétative ; BF = Branche fructifère.

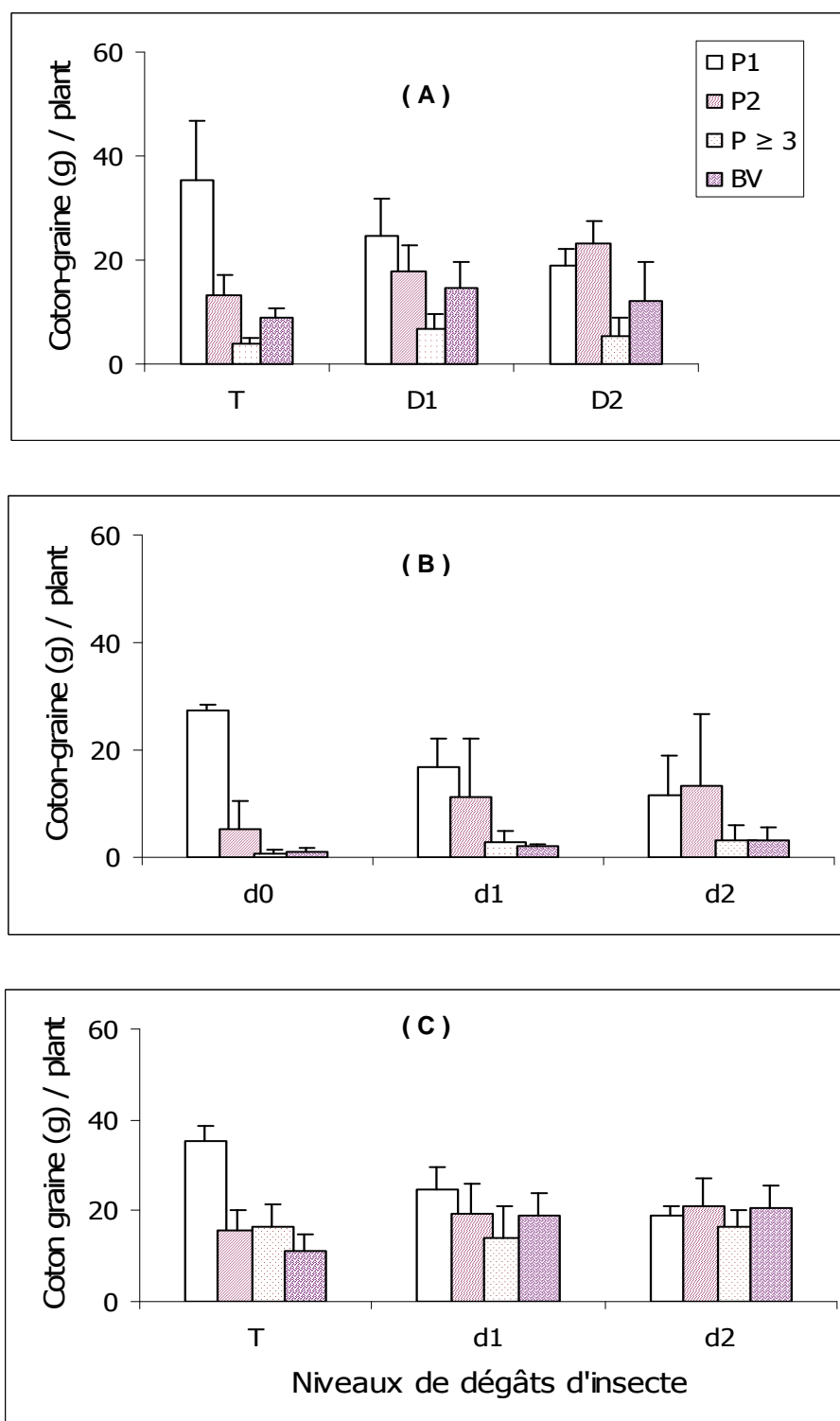


Figure 5-12 : Effets des dégâts d'insecte simulés sur la production de coton-graine au niveau des différentes positions des Branches sympodiales (BF) et au niveau des branches végétatives (BV). Dispositif 1.

A : Guiring en 2002, B : Guiring en 2004, C : Djalingo en 2004.

P1, P2, P3 désignent respectivement la première, deuxième et troisième position sur les BF.

Les barres verticales représentent les écartypes de 16 plantes par position et par niveau de dégâts.

L'analyse des profils des récoltes dans le dispositif 1, montre que l'incidence des dégâts d'insectes sur la répartition spatiale de la production à l'échelle du plant est fonction des potentialités du milieu de culture. Ces potentialités, évaluées au travers de la production de coton graine sur le plant moyen sans dégât d'insecte, sont faibles à Guiring en 2004 (poids moyen de coton graine inférieur à 35 grammes par plant), et élevés pour les cas de Djalingo en 2004 et Guiring en 2002 (figure 5-10).

Dans les parcelles à fort potentiel de production, environ 43% de la production totale sont concentrés sur les cinq premières branches fructifères (BF), 34% sont localisés sur les BF 6 à 10, 14% sur les branches végétatives (BV), et le reste sur les BF de rang supérieur à 10 (figures 5-11a et 5-11c). Après destruction des organes floraux (sur les BF 1-5) en début de floraison, la contribution des cinq premières BF à la production finale est réduite de 6 à 9% (dégât D1), et de 7 à 11% (dégâts D2). Celle des BV augmente de 10 % en moyenne pour les deux intensités de dégâts simulés d'insectes. En revanche, lorsque le potentiel de production du milieu est faible (cas de Guiring en 2004), une part plus importante de la production est localisée sur les BF 1-5 (68%). Les BF 6-10 participent à hauteur de 27%, et les BV à hauteur de 4% (figure 5-11b). Dans ces conditions, une faible infestation parasitaire (dégât D1) en début de floraison réduit de 10% la contribution des BF1-5. Cette réduction passe à 25% sous une contrainte parasitaire plus accentuée (dégât D2). Contrairement aux premières branches fructifères, la contribution des BF \geq 6 à la production totale, augmente de 10 % sur les plants faiblement endommagés (dégâts D1), et de 18% sur les plants les plus atteints (dégâts D2). Une légère hausse de la participation des BV est également observée (3% et 7% pour D1 et D2 respectivement).

La figure 5-12 présente les productions cumulées sur les branches végétatives et sur les différentes positions des branches fructifères. Il apparaît que dans les parcelles à forte productivité, les plants témoins (sans dégât) concentrent en moyenne 51% de leur production totale (45% à Guiring et 57% à Djalingo) sur la première position (P1) (figure 5-12). Cette part relative de la P1 baisse en moyenne de 16% (13% et 19% à Guiring et Djalingo respectivement) sur les plants faiblement endommagés (D1), et de 23% (20% et 26% à Guiring et Djalingo respectivement) sur des plants moyennement endommagés (D2) (figures 5-12 a, c). La réduction de la masse de coton graine sur la P1 est compensée par une hausse de la production sur les autres positions des BF et

sur les branches végétatives. Les positions plus éloignées de l'axe principal ($P \geq 2$) qui représentent en moyenne 34% (28% à Guiring et 40% à Djalingo) de la récolte totale sur les plants témoins, contribuent à hauteur de 41% (39 % à Guiring et 43% à Djalingo) sur les plants faiblement endommagés (D1), et de 48% (dans les 2 localités) sur les plants plus endommagés (D2). La contribution des BV passe de 14 % sur les plants sans dégâts à 24 % sur les plants endommagés.

Dans les parcelles peu productives (cas de Guiring en 2004), la contribution de la P1 à la récolte totale est encore plus importante (79 %), et cette position est fortement affectée par les attaques d'insectes survenant en début de floraison (- 28% pour le niveau de dégâts D1 et - 42% pour D2). Ces pertes de production sur la P1 sont essentiellement compensées au niveau des P2, dont la contribution à la récolte totale a doublé sur les plants endommagés. De 15% sur les plants témoins, la part relative de la P2 est passée à 34% pour le dégât D1 et à 43 % pour D2 (figure 5-12b).

Nos résultats dans les parcelles à fort potentiel de production, sont comparables à ceux de Bednarz et Roberts (2001). Ces auteurs rapportent que la part relative de la P1 dans la production totale baisse de 55 % sur les plants témoins à 39% sur des plants ayant subi une destruction précoce de boutons floraux pendant 3 semaines consécutives. Dans leur étude la contribution des P2 (25%) n'est pas affectée par les destructions précoces d'organes floraux, mais celle des P3 augmente de 6% sur les plants témoins à 19% sur les plants endommagés. En cumulant les productions des P2 et P3, la part relative des ces 2 positions sur les plants endommagés augmentent dans les mêmes proportions (+13%) que nos résultats pour $P \geq 2$ (+7 et +14% pour D1 et D2 respectivement).

En situation de faible productivité, la répartition de la production sur les différents points fructifères d'un plant ressemble à celle décrite par Jenkins et al., (1990) dans les parcelles à fortes densités de peuplement (plus de 95 000 plants/ha). Ces derniers observent une forte concentration de la production sur les premières positions des BF (66 à 75% du poids total de coton graine), ensuite viennent les P2 qui fournissent 18 à 21% de la production. Les BV apportent entre 3 à 9%, et les autres positions des BF ne représentent que 2 à 4%.

Tableau 5-7 a : Pourcentage de fibres matures, en fonction des niveaux de dégâts et des dates de récolte. Valeurs moyennes de 3 répétitions par récolte et par niveau de dégât. **Dispositif 1, Guiring 2002.**

La 1^{ère} récolte a été effectuée 120 jours après la levée, et les récoltes suivantes (2 à 4) ont été effectuées à une semaine d'intervalle.

	Niveaux de dégâts			Moyenne
	Témoin	D1	D2	
1 ^{ère} récolte	78.2 a ²	72.5 a	75.4 a	75.4 a
2 ^{ème} récolte	55.9 b	63.0 b	62.4 b	60.5 b
3 ^{ème} récolte	47.2 c	57.6 c	50.6 c	51.8 c
4 ^{ème} récolte	--	35.1 d	--	35.1 d
Moyenne	60.4	61.5	62.8	61.6
Ppds ¹ (0.05)	8.6			

¹ Plus petite différence significative au seuil de 5%

² Les lettres différentes dans une colonne indiquent une différence significative.

Tableau 5-7 b : Indice micronaire (en mtex) de la fibre en fonction des niveaux de dégâts et des dates de récolte. Valeurs moyennes de 3 répétitions par récolte et par niveau de dégât. **Dispositif 1, Guiring 2002.**

La 1^{ère} récolte a été effectuée 120 jours après la levée, et les récoltes suivantes (2 à 4) ont été effectuées à une semaine d'intervalle.

	Niveaux de dégâts			Moyenne
	Témoin	D1	D2	
1 ^{ère} récolte	3.9 a ²	3.7 a	3.8 a	3.8 a
2 ^{ème} récolte	2.7 b	3.1 b	3.1 b	3.0 b
3 ^{ème} récolte	2.4 b	2.8 b	2.5 c	2.6 c
4 ^{ème} récolte	2.0 c	2.0 c	2.0 d	2.0 d
Moyenne	2.8	2.9	2.9	2.9
Ppds ¹ (0.05)	0.39			

¹ Plus petite différence significative au seuil de 5%

² Les lettres différentes dans une colonne indiquent une différence significative.

Tableau 5-7c : Longueur moyenne des fibres (en mm) en fonction des niveaux de dégâts et des dates de récolte. Valeurs moyennes de 3 répétitions par récolte et par niveau de dégât. **Dispositif 1, Guiring 2002.**

La 1^{ère} récolte a été effectuée 120 jours après la levée, et les récoltes suivantes (2 à 4) ont été effectuées à une semaine d'intervalle.

	Niveaux de dégâts			Moyenne
	Témoin	D1	D2	
1 ^{ère} récolte	26.0 b ²	25.9 a	26.4 a	26.1 ab
2 ^{ème} récolte	26.9 a	26.5 a	26.7 a	26.7 a
3 ^{ème} récolte	25.8 b	26.0 a	26.1 a	25.9 b
4 ^{ème} récolte	24.6 c	24.8 b	24.0 b	24.5 c
Moyenne	25.8	25.8	26.0	25.9
Ppds ¹ (0.05)	0.61			

¹ Plus petite différence significative au seuil de 5%

² Les lettres différentes dans une colonne indiquent une différence significative.

V.5. Caractéristiques technologiques de la fibre

La valeur marchande du coton est estimée à partir de la qualité de sa fibre. Selon une approche physiologique, la qualité des fibres fait référence à une longueur et un degré d'épaississement en cellulose des parois secondaires des fibres, établis en fonction d'une dynamique d'élongation et de remplissage (vitesse x durée). Les critères technologiques des fibres de coton sont généralement associés à leur présentation (définie par le grade ou indice de propreté, de préparation et de colorimétrie), à leur caractéristique physique de forme (longueur, finesse), et à de critères de maturité et de tenacité.

Les tableaux 5-7a,b,c présentent des variations de deux caractéristiques de la fibre (maturité et longueur) en fonction du niveau des niveaux de dégâts simulés. Ces deux critères constituent les principaux arguments de vente du coton. La maturité est considérée comme étant le degré (quantité) d'épaississement de la paroi de la fibre relativement à son diamètre ou sa finesse. Elle est généralement évalué par un indice micronaire (complexe maturité/finesse).

Il apparaît qu'aucun des paramètres de qualité de la fibre n'a été affecté par les dégâts simulés d'insectes en début de floraison (tableaux 5-7a,b,c). L'analyse des récoltes fractionnées dans le temps révèle des différences significatives entre les différentes cohortes de capsules. La maturité des fibres caractérisée par le pourcentage de fibre mature et par l'indice micronaire baisse progressivement de la première à la quatrième récolte (tableaux 5-7a et 5-7b). Les longueurs de fibres des capsules récoltées pendant les 2 premiers passages sont significativement plus élevés que celles issus des troisième et quatrième récolte. Ces résultats témoignent de l'importance des premières capsules formées sur la plante en terme de qualité de la fibre. Ces premières capsules situées vers le bas de la plante, ont bénéficié de conditions climatiques plus favorables à leur maturation.

V.6. Conclusion

Lorsque le cotonnier est semé après la 2^{ème} décade de juillet (en raison des aléas climatiques et/ou de la concurrence pour le travail avec les autres cultures), les dégâts d'insecte simulés en début de floraison, provoquent une baisse de la production. Les

deux composantes de rendement (nombre de capsules et poids moyen capsulaire) sont négativement affectées par la contrainte biotique.

En revanche, lorsque les semis sont effectués avant la fin de la première décade de juillet, la destruction d'organes floraux en début de floraison, n'a pas d'incidence sur la production de coton-graine. La compensation des pertes d'organes floraux observée dans ce cas, résulte d'une augmentation de la rétention des capsules sur les plantes pendant la période de récupération. Ce mécanisme de compensation a permis de remplacer les pertes potentielles de coton graine sur la première position (du fait des dégâts) par une meilleure production au niveau des branches végétatives, et sur les positions distales des branches fructifères.

Les capacités de compensation de la plante ne sont pas affectées par le potentiel de production du milieu; elles sont maintenues aussi bien dans les parcelles à fort potentiel de production (Djalango 2004 et Guiring 2002) que dans les parcelles à faible potentiel (Guiring 2004).

Les dégâts simulés d'insecte en début de floraison, n'ont pas eu d'incidence sur la maturité et la longueur des fibres. Toutefois, les différences de qualité de fibre observées entre les capsules formées précocement et celles mise en place tardivement, laissent penser que des attaques plus importantes de ravageurs en début de floraison ou à d'autres moments du développement de la plante, pourraient avoir de lourdes conséquences sur la qualité des fibres.

VI. RESSOURCES CARBONEES ET AJUSTEMENT DE PUIITS REPRODUCTEURS SOUS LA CONTRAINTE BIOTIQUE

VI.1. Introduction

Des deux composantes de rendement (nombre de capsules et poids moyen capsulaire), le nombre de capsules est celui qui influence le plus la production finale d'une parcelle de coton (Wells et Meredith, 1984). Malgré l'étroite relation entre le rendement et le nombre de capsules récoltées, le maintien d'une forte charge en capsules dès le début de la phase reproductrice, est souvent associé à une diminution de la croissance végétative, du développement et de la rétention de nouveaux sites fructifères. Cette corrélation négative entre développement végétatif et reproducteur, résulte d'une compétition pour les assimilats carbonés et azotés (Hearn et Constable, 1984).

Lorsque surviennent des dégâts d'insectes, la réduction de la charge en capsules pourrait affecter aussi bien la production d'assimilats que leur répartition entre les différents puits de la plante. Brook et al. (1992 c) ont montré qu'une perte précoce de boutons floraux induite par les ravageurs augmente la production photosynthétique grâce à l'amélioration des capacités d'interception lumineuse induite par l'allongement de la durée d'expansion des feuilles. L'importance de la pénétration de la lumière dans les parcelles infestées par rapport à la production de ressources carbonées (notamment au niveau des feuilles de la tige principal) a été également soulignée par Holman et Oosterhuis (1999). Bien que la surface foliaire soit l'élément primordial pour l'acquisition des ressources carbonées supplémentaires sur les plantes soumises à la contrainte biotique, d'autres facteurs comme la teneur en azote des feuilles sont également importants (Sinclair and Horie, 1989 ; Milroy and Bange, 2003). L'étude menée par Sadras (1996) relativise l'incidence de la teneur en azote des feuilles sur les capacités photosynthétiques du cotonnier. Ses résultats montrent en effet qu'en situation de forte productivité (faible densité des plants, associée à une bonne fertilisation azotée), un peuplement de cotonniers soumis aux dégâts d'insectes augmente son efficience biologique (RUE) de 20 à 27% par rapport aux témoins sans dégâts, mais selon l'auteur, cette variation de la RUE est plus liée à la modification de la structure de la canopée qu'aux variations de la teneur en azote des feuilles.

Après production au niveau des sources, le carbone est acheminé vers les différents puits selon des mécanismes encore mal connus. L'approche la plus utilisée dans les modèles mécanistes repose sur la notion de force de puits (Marcelis, 1993b). Dans ces modèles, la plante est souvent décrite comme une juxtaposition d'organes (puits) dont les besoins en carbone (pour la croissance et la respiration) sont satisfaits à partir d'un pool d'assimilats (Marcelis, 1994). Cela suppose que la plante n'est pas divisée en plusieurs compartiments sources/puits et qu'aucune barrière dans les voies de transport n'est susceptible de limiter la circulation des assimilats entre les sources et les puits. S'agissant des puits reproducteurs plus spécifiquement, les études de marquage du carbone (^{14}C) dans les feuilles et du suivi de leur acheminement jusqu'aux organes fructifères du cotonnier, ont montré que la feuille directement associée au nœud d'un organe fructifère est la principale source de carbone pour cet organe. Une faible contribution de cette feuille à l'alimentation d'autres organes (adjacents ou non) est également rapportée (Benedict et al., 1973 ; Kerby et al., 1980).

Lorsque la demande en assimilats des puits en compétition s'avère supérieure à l'offre, la plante ajuste ses besoins en carbone (i) en éliminant les organes floraux et fructifères à faibles forces de puits (boutons floraux et très jeunes capsules) (Dusserre, 2001; Guinn, 1982; Lieth et al., 1986; Cognée, 1974), (ii) en réduisant la taille des puits individuels, ou (iii) en ralentissant son développement (Dusserre, 2001).

Les objectifs de ce chapitre sont :

- Utiliser deux modèles de production de carbone (modèle de production de biomasse à l'échelle du couvert, et modèle de photosynthèse à l'échelle de la feuille), pour estimer l'offre en ressources carbonées, et analyser les effets d'une contrainte de ravageurs sur cette offre en assimilats,
- Estimer les besoins en carbone des organes floraux et fructifères en se référant au concept de force de puits, et comparer leurs variations au cours du cycle en fonction des niveaux de dégâts d'insectes simulés,
- Tester l'hypothèse de la régulation trophique par l'abscission des organes floraux et fructifères, lorsque la demande des puits est supérieure à l'offre en carbone.

VI.2. Analyse de l'offre en carbone

VI.2.1. Production de biomasse par le couvert végétal

Le modèle utilisé fait référence au concept de rendement énergétique dans la production de biomasse à l'échelle d'un couvert végétal. Il est basé sur le rayonnement intercepté par le couvert et sa conversion en matière sèche (Monteith, 1977; Varlet-Grancher *et al.*, 1982). L'équation exprimant la matière sèche en fonction de ces deux paramètres est de la forme :

$$\text{MSj} = (E_{\text{bmax}} * \text{Etr}/\text{Etm}) * E_c * \text{PAR}_i \quad (\text{Eq. 5-1})$$

- MSj est la matière sèche aérienne produite par jour (g/m^2)
- E_{bmax} est l'efficacité de conversion du rayonnement absorbé en matière sèche ($\text{g MS}/\text{MJ}$ de PAR absorbé), sa valeur maximale est comprise entre 2 et 3 chez les plantes en C3.
- Etr/Etm : rapport de l'évapotranspiration potentielle sur l'évapotranspiration maximale, est un estimateur du niveau de stress hydrique subi par le couvert.
- PAR_i est le rayonnement solaire journalier incident, utile à la photosynthèse.
- E_c est l'efficacité de d'interception du rayonnement

La valeur maximale de l'efficacité de conversion du rayonnement absorbé (E_{bmax}) dépend de l'espèce et du stade phénologique de la plante (Ney, 1994). Elle varie en fonction de la composition chimique de la biomasse produite (Charles-Edwards *et al.*, 1986), de la concentration en azote (Sinclair et Horie, 1989), de l'âge de la feuille (Constable et Rawson, 1980a,b), et du coefficient de partage des assimilats entre les parties aériennes et souterraines.

L'efficacité de captation du rayonnement est fonction de l'indice foliaire et de la structure de la canopée (Varlet-Grancher *et al.*, 1989) :

$$E_c = E_{\text{cmax}} (1 - \exp(-k * \text{LAI})) \quad (\text{Eq. 5-2})$$

- E_{cmax} est l'efficacité d'absorption maximale, fonction de la réflectance du couvert
- k est le coefficient d'extinction moyen journalier, fonction des propriétés optiques et géométriques des feuilles (k varie de 0.60 à 0.87 chez le cotonnier)
- LAI, « Leaf Area Index » ou indice foliaire en m^2 de feuille par m^2 de sol. A partir d'un LAI de 3, valeur souvent atteinte en début de floraison lorsque les conditions du milieu sont favorables, E_c est maximale.

Pour estimer la matière sèche produite dans nos parcelles à partir des équations 5-1 et 5-2, nous avons fixé l'efficacité biologique (E_{bmax}) à 2.33 pendant toute la phase de développement reproducteur ; cette valeur correspond à l'efficacité biologique

moyenne obtenue dans les conditions Africaines avec une variété proche de la notre (Lacape, 1998). Les autres paramètres du modèle de biomasse ont été fixés à 0.87 pour k et à 0.95 pour E_{cmax} .

Pour chaque parcelle, les calculs de biomasse ont été effectués sur deux périodes post-dégâts d'une dizaine de jours chacun, en fonction des dates de mesure de surface foliaire. Ainsi, la première période est comprise entre 57 et 67 JAL à Guiring, et entre 63 et 73 JAL à Djalingo. La deuxième période correspond à la décade suivant la première période : elle s'étend de 68 à 78 JAL à Guiring, et de 74 à 83 JAL à Djalingo. Pour chacune de ces périodes, une valeur moyenne des LAI mesurés en début et la fin de la période a été utilisée pour estimer l'efficacité d'interception de la lumière (ϵ_c).

La figure 6-1 présente la production moyenne journalière de biomasse pendant les deux périodes de récupération, dans chaque localité. Il apparaît que les dégâts d'insectes n'ont pas eu d'effet sur la production de matière sèche aérienne. Cette biomasse est plus élevée à Guiring pendant la première décade post-dégâts (période 1), en raison d'un éclaircissement plus important pour une surface foliaire équivalente.

VI.2.2. Production de carbone à l'échelle de la feuille

Le modèle utilisé s'appuie sur les propriétés d'une feuille, en fonction de la position qu'elle occupe sur la plante, pour estimer son taux de photosynthèse (Constable et Rawson, 1980b). L'équation permettant de calculer la production photosynthétique est de la forme :

$$P_n = -R_d + (R_d + F_{\text{max}}) \{1 - \exp[\alpha * (\beta * \text{PAR}_i) / (R_d + F_{\text{max}})]\} \quad (\text{Eq. 5-3})$$

- P_n est le taux de photosynthèse nette, en $\text{ng CO}_2/\text{cm}^2/\text{s}$,
- R_d « dark respiration » est le taux des respirations de croissance et de maintenance, en $\text{ng CO}_2/\text{mg}/\text{s}$,
- F_{max} est le taux photosynthèse nette à luminosité saturante, en $\text{ng CO}_2/\text{cm}^2/\text{s}$,
- α est l'efficacité d'utilisation du rayonnement, en $\text{ng CO}_2/\text{cm}^2/(\mu\text{E}/\text{m}^2)$,
- β est le pourcentage d'interception du rayonnement incident ; il est fonction de l'auto-ombrage au sein de la plante,
- PAR_i est le rayonnement solaire journalier incident utile à la photosynthèse, en $\mu\text{E}/\text{m}^2$. L'effet d'ombrage mutuel exercé par les feuilles est pris en compte dans la production photosynthétique en multipliant le PAR_i par un coefficient β qui est fonction de l'âge de la feuille (X) et de sa localisation sur l'axe principal (N).

$$\beta = \exp (4.711 - 0.00068 X^2 - 0.00528 N + 0.000034 X^2 N) \text{ (Eq. 5-4)}$$

L'application de cette équation à nos données, montre que les vieilles feuilles (56 JAL) situées sur les premiers nœuds du plant, ne reçoivent que 16% du rayonnement incident, alors que le pourcentage d'interception du PARi par les jeunes feuilles au sommet du plant, est supérieur à 90%.

Les paramètres R_d , F_{max} et α intervenant dans l'équation 5-3 sont étroitement liés à l'âge de la feuille (Constable et Rawson, 1980a) et s'expriment comme suit :

$$R_d = 0.735 + 0.162 * X, \text{ si } X \leq 4 \text{ (X étant l'âge de la feuille),}$$

$$R_d = [4.075 / (0.015 + X^{1/2})] - 0.22, \text{ si } X > 4 ,$$

$$F_{max} = - 8.22 + 15.7 * X * \exp(- 0.05 * X),$$

$$\alpha = - 0.0633 + 0.384 * [1 - \exp(- 0.97 * X)]$$

La quantité de CO_2 assimilée est ensuite convertie en carbone en multipliant par 12/44. La production journalière de carbone par plante correspond à la somme des productions photosynthétiques de toutes les feuilles, affectée d'un coefficient de stress hydrique (E_{Tr}/E_{Tm}).

Dans cette approche de modélisation, nous postulons (i) que la production photosynthétique d'une feuille à un âge donné n'est pas affectée par l'âge de la plante, et (ii) que la relation établie entre la photosynthèse nette et l'âge de la feuille n'est pas modifiée en fonction du type de branche (fructifère ou végétative) qui porte la feuille.

VI.2.2.1. Croissance foliaire

L'analyse de la croissance foliaire est faite à partir des données d'expérimentation conduite en 2003 à Guiring. Les feuilles des branches monopodiales (BV) ne sont pas traitées dans les détails parce leur croissance n'est pas fondamentalement différente de celle de la tige principale (TP) (Mutsaers, 1983). En revanche, une attention particulière est portée sur la croissance des feuilles des branches sympodiales (BF) et de la TP.

VI.2.2.1.1. Rythme d'apparition des feuilles

La première feuille sur la TP apparaît entre 7 et 9 jours après levée. L'intervalle de temps moyen entre l'apparition de 2 feuilles successives est de 2.68 (± 0.34) jours dans le sens vertical (TP et BF confondues), et de 7.63 (± 1.25) jours dans le sens horizontal (sur les branches sympodiales). Ces vitesses de mises en place des feuilles sont

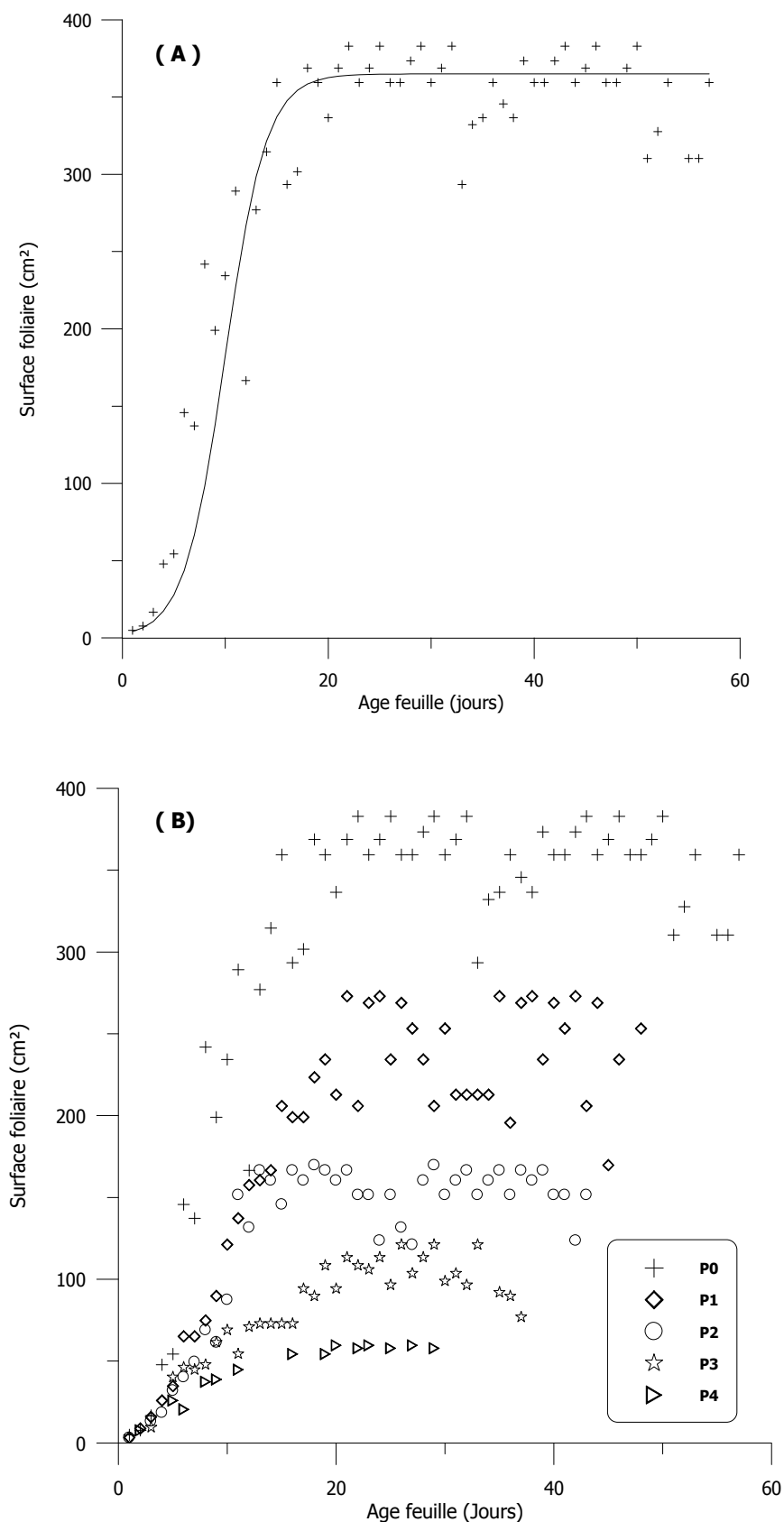


Figure 6-2 : Evolution de la croissance potentielle d'une feuille en fonction de son âge. Expérimentation conduite en 2003 à Guiring.

A : feuilles en position 0 (directement insérées sur la tige principale)

B : feuilles situées sur les positions 1 à 4 (P1 à P4) des branches fructifères en comparaison avec celles en P0.

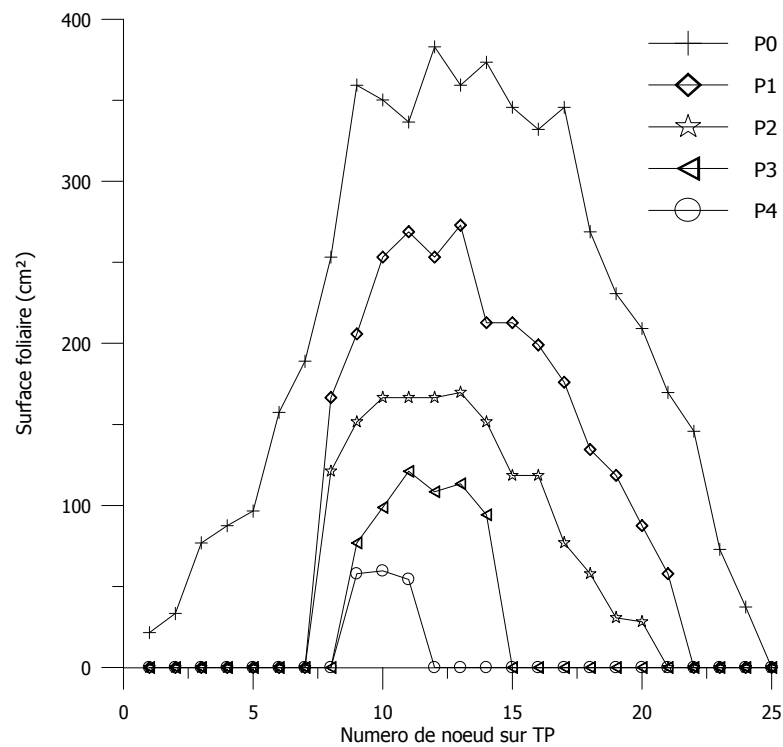


Figure 6-3 : Répartition de la Surface foliaire potentielle (cm²) sur les différents nœuds de la tige principale (TP). Expérimentation de 2003.

P0 correspond à la feuille située au d'insertion des branches sur la tige principale.

P1 à P4 correspondent aux positions des feuilles sur les nœuds 1 à 4 des branches fructifères.

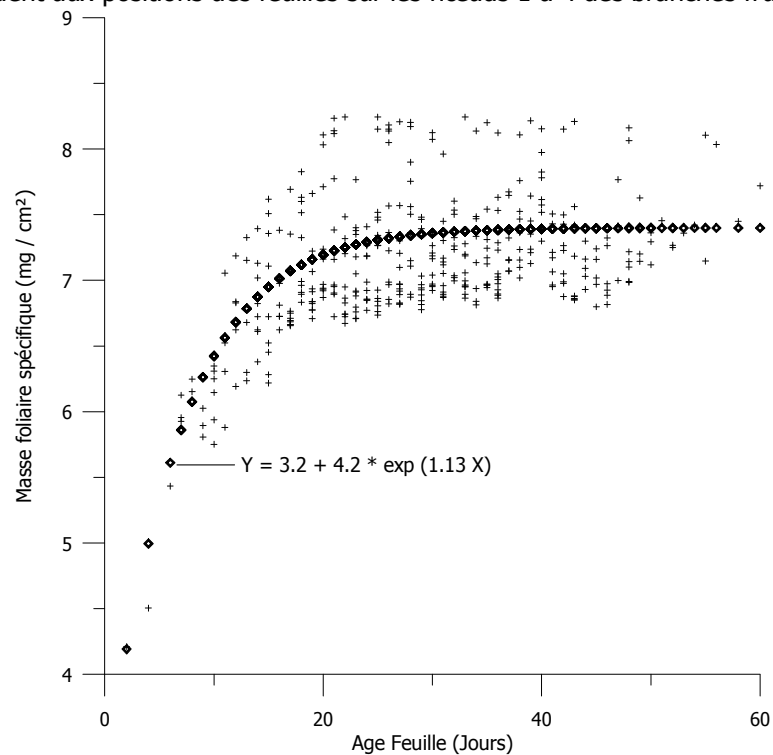


Figure 6-4 : Evolution de la masse foliaire spécifique (mg/cm²) en fonction de l'âge de la feuille. Expérimentation de 2003.

Tableau 6-1 : Comparaison des croissances foliaires sur les positions des branches fructifères (positions 1 (P1), P2 et P3) avec celles de la tige principale. Valeurs moyennes \pm écartypes calculées à partir de 10 plants suivis dans la parcelle de Guiring en 2003.

Rapport de surface foliaire entre les différentes positions des BF et les nœuds de la tige principale			
BF n°	P1 / TP	P2 / TP	P3 / TP
2	0.63 \pm 0.08	0.47 \pm 0.05	0.27 \pm 0.07
3	0.62 \pm 0.09	0.47 \pm 0.09	0.30 \pm 0.02
4	0.68 \pm 0.08	0.50 \pm 0.07	0.32 \pm 0.05
5	0.62 \pm 0.10	0.45 \pm 0.09	0.34 \pm 0.07
6	0.63 \pm 0.12	0.43 \pm 0.08	0.33 \pm 0.01
7	0.59 \pm 0.11	0.33 \pm 0.16	0.24 \pm 0.02
8	0.58 \pm 0.09	0.24 \pm 0.17	
9	0.46 \pm 0.13	0.26 \pm 0.18	
Moyenne	0.60 0.10	0.39 0.11	0.30 \pm 0.04

proches de celles observées par d'autres auteurs (Mutsaers, 1983 ; Constable, 1986). Elles sont par contre légèrement plus faibles que les phyllochrones (3.4 jours dans le sens vertical, et 10 jours dans le sens horizontal) rapportés par Constable et Rawson (1980b) pour la variété Deltapine 16.

VI.2.2.1.2. Vitesse d'expansion foliaire

La figure 6-2a montre l'évolution de la surface d'une feuille de la tige principale en fonction du temps. La feuille croît de façon exponentielle dès le 5^{ème} jour après son déploiement, pour atteindre une surface maximale une vingtaine de jours plus tard. Bien que la taille finale d'une feuille soit extrêmement variable en fonction de la position qu'elle occupe sur le plant, sa durée d'expansion reste relativement constante (figure 6-2b).

La surface foliaire sur les différentes positions des branches sympodiales est proportionnelle à la taille de la feuille située sur la TP (tableau 6-1). Les feuilles deviennent de plus en petites au fur et à mesure qu'on s'éloigne de l'axe principal. Les ratios moyens P1/TP et P2/TP présentés dans le tableau 6-1 sont proches des valeurs de 0.55 pour P1/TP et 0.44 pour P2/TP rapportées par Constable et Rawson (1980a). Des résultats semblables ont été également obtenus par Mutsaers (1983).

VI.2.2.1.3. Profil de surface foliaire sur un plant

La croissance potentielle d'une feuille sur la tige principale ou sur les branches sympodiales pour une position donnée, varie en fonction de sa localisation sur les nœuds de l'axe principal. La figure 6-3 montre que les plus grandes feuilles se situent au niveau des nœuds 9 à 15 à partir de la base du plant. Nos résultats vont dans le même sens que ceux de Mutsaers (1983) et de Constable et Rawson (1980b) qui observent une croissance foliaire plus importante au niveau des nœuds médians, bien que leurs valeurs de surface foliaire soient relativement plus faibles. Ce type de profil de croissance foliaire a été également observé sur le tournesol (Rawson et al., 1980). Une analyse détaillée de l'expansion foliaire a été faite par Mutsaers (1983). Ce dernier présente la plante comme un système intégré où la croissance d'une feuille est influencée par celle d'autres feuilles et d'autres organes du plant. Une diminution de la disponibilité en assimilats affecte le taux de croissance des feuilles en réduisant (i) le

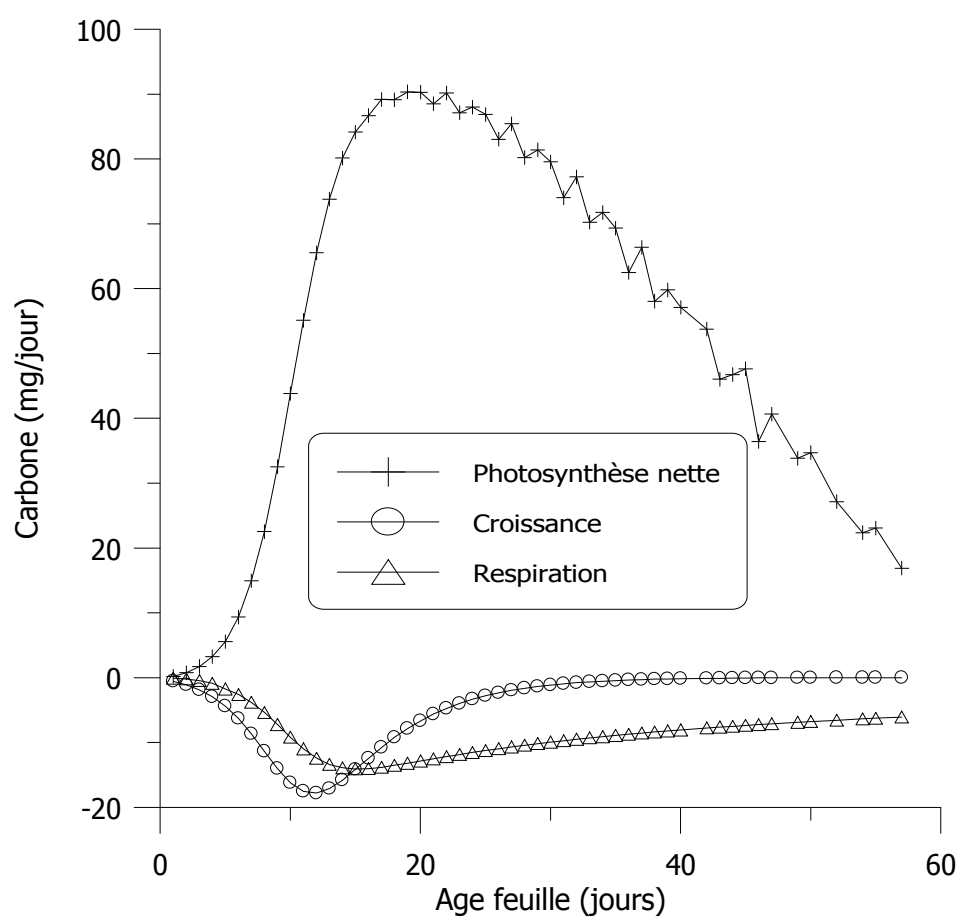


Figure 6-5 : Production photosynthétique et besoins en carbone pour la croissance et la respiration d'une feuille en fonction de son âge. Dispositif 1. Valeurs moyennes pour les feuilles en position 0 des 4 plants témoins du bloc 1 à Guiring en 2004. Calculs effectués à 61 jours après levée.

nombre de cellules des jeunes feuilles juste après leur initiation, et (ii) la vitesse d'expansion de ces feuilles encore importatrices d'assimilats. Il rapporte que le profil de croissance foliaire sur un plant de coton (figure 6-3), est la résultante d'une meilleure disponibilité en assimilats avant la mise en place des organes reproducteurs. Après cette phase d'abondance, s'installe une forte compétition, pour les assimilats au niveau de l'apex, qui va aboutir à la réduction de la vitesse d'expansion de nouvelles feuilles initiées. Ces observations sur la dynamique de croissance foliaire au cours du développement du cotonnier sont confortées par les travaux de Constable (1986). Ce dernier montre, en faisant varier les dates et densité de semis, que le taux relatif d'expansion foliaire est étroitement lié à la disponibilité en assimilats.

VI.2.2.1.4. Masse foliaire spécifique

L'augmentation de la matière sèche d'une feuille correspond au produit de sa surface par sa masse surfacique (Mfs). La Mfs constitue, de ce fait, un élément important du bilan carboné. Les mesures destructives effectuées sur les feuilles prélevées en 2003 montrent que la Mfs est de 3.2 mg/cm² au début du déploiement de la feuille. La masse surfacique augmente ensuite rapidement au cours de la croissance foliaire pour atteindre une valeur maximale de 7.6 mg/cm² en fin de croissance (vers 20 jours après déploiement) (Figure 6-4).

VI.2.2.2. Production et utilisation du carbone par une feuille

L'assimilation nette de carbone par feuille est faible pendant les 5 premiers jours après son déploiement, elle augmente ensuite très rapidement pendant une quinzaine de jours, puis diminue progressivement à partir du 20^{ème} jour (figure 6-5). La baisse de la photosynthèse après que la feuille ait atteint sa taille maximale (18-22 jours après son déploiement) serait liée à l'augmentation de la résistance stomatique d'une part, et à la réduction de sa teneur en protéines solubles (Hall et al., 1978; Friedrich and Huffaker, 1980). Chez les plantes en C3, c'est plus précisément la teneur en Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase (RuBisCO), protéine soluble majoritaire qui est affectée. Le stade de développement de la plante semble également agir sur la teneur en RubisCo dans les jeunes feuilles ; cette protéine serait moins abondante dans les feuilles initiées pendant la phase de fructification que dans celles qui se déploient pendant la phase végétative (Wells, 1988).

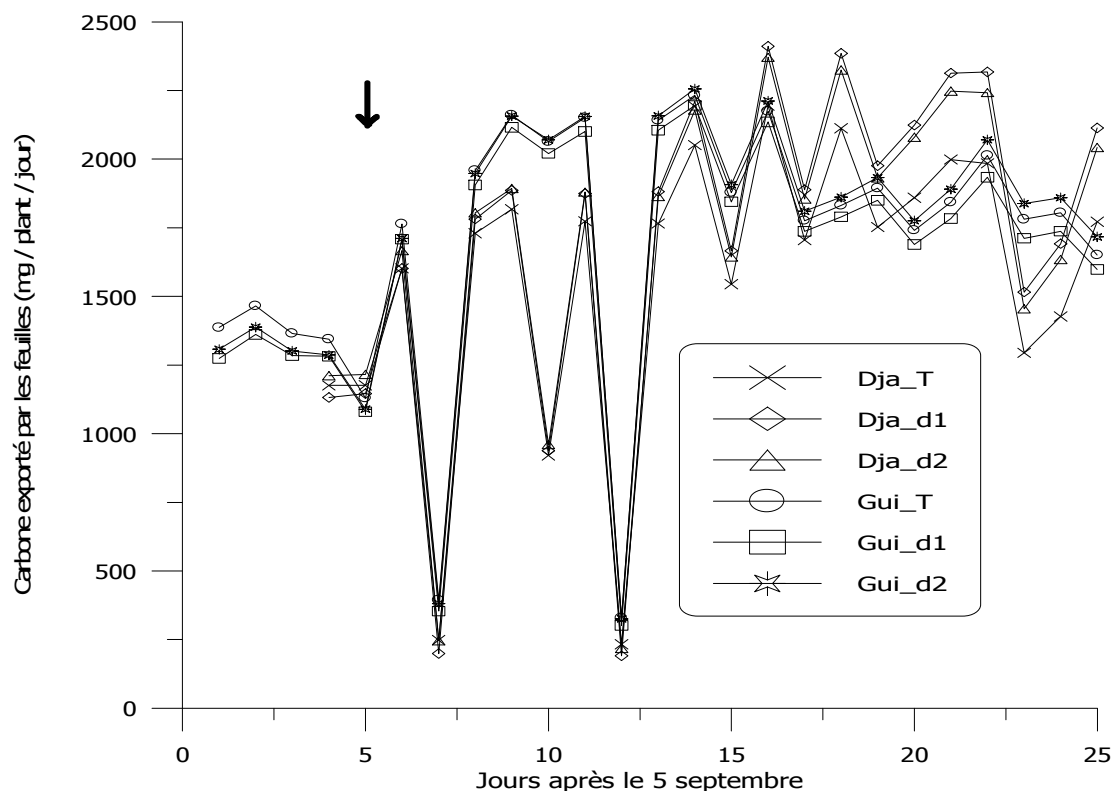


Figure 6-6 : Evolution du pool de carbone disponible à l'échelle d'un plant, en fonction des niveaux des dégâts d'insecte (T, d1 et d2) à Djalingo (Dja) et à Guiring (Gui) en 2004. Dispositif 1. Valeurs moyennes de 16 plants par traitement.

Ce pool de carbone correspond pour une plante donnée, au carbone total produit par jour moins les besoins pour la croissance et la respiration des feuilles.

Tableau 6-2 : Carbone total exporté (en grammes) par les feuilles pendant la période post dégâts à Guiring et à Djalingo en 2004. Dispositif 1.

La période 1 correspond à la première dizaine de jours post-dégâts (57 - 67 JAL à Guiring, et 63 – 73 JAL à Djalingo) ; et la période 2 correspond à la décade suivante (68 – 78 JAL à Guiring) et (74 – 83 JAL à Djalingo).

	Guiring		Djalingo	
	Période 1	Période 2	Période 1	Période 2
Témoin	17.2	16.1	16.0	17.1
Dégât 1	16.5	15.5	16.5	17.8
Dégât 2	16.8	15.8	16.8	17.9
Moyenne	16.8	15.8	16.4	17.6
P	ns ¹	ns	ns	ns
CV² (%)	14	14	18	17

¹ non significatif au seuil de 5%

² Coefficient de variation

La consommation totale de carbone de la feuille (41 à 46 % de la photosynthèse) est maximale vers 12-13 jours après son apparition. Cette consommation se décompose en besoin pour la croissance et en perte par respiration. Les besoins pour la croissance (accroissement en masse) de la feuille augmentent progressivement jusqu'à une valeur maximale de 18 mg carbone (soit 25% du carbone total) vers le 11-12^{ème} jour, puis diminuent rapidement avec l'âge. Quant aux pertes par respiration, elles augmentent jusqu'à un maximum de 14 mg (17% de carbone total) vers le 15^{ème} jour après déroulement de la feuille, puis se maintiennent à une valeur constante de 6 mg à partir du 45^{ème} jour. (Figure 6-5). Pendant les 5 premiers jours d'expansion, le bilan carboné dans la feuille est négatif, et ce n'est qu'à partir du 6^{ème} jour qu'elle commence à exporter du carbone.

VI.2.2.3. Effets des dégâts d'insectes sur la disponibilité en carbone

La figure 6-6 présente l'évolution de la quantité de carbone exportée quotidiennement par les feuilles après déduction de leurs besoins (croissance et respiration). Ce carbone représente le pool d'assimilats qui sera réparti entre les puits végétatifs et reproducteurs du plant. On note sur cette figure que dans chacune des localités (Guiring et Djalingo), les dégâts simulés d'insectes en début de floraison, n'ont pas affecté la production de carbone pendant la période de récupération. Le gain de carbone a été très faible (moins de 250 mg de carbone par plant) le 12 et le 17 septembre en raison du faible rayonnement enregistré.

Les valeurs cumulées du carbone exporté par les feuilles sur les deux périodes post-dégâts définis précédemment sont présentées dans le tableau 6-2. Il apparaît que la disponibilité en carbone dans la plante pendant la quasi-totalité de la période de floraison utile (représentée par les 2 périodes post-dégâts) n'est pas affectée par les destructions d'organes floraux en début de floraison.

VI.2.3. Comparaison des deux modèles de production de carbone

La régression de la quantité de carbone produite à partir du « modèle feuille » sur celle estimée par le « modèle canopée » permet de comparer les 2 modèles. Cette comparaison n'est possible qu'après certains ajustements et conversion de la biomasse estimée à l'aide du modèle canopée. Ainsi, la matière sèche aérienne produite à l'échelle du couvert (modèle canopée) a été convertie en carbone en considérant

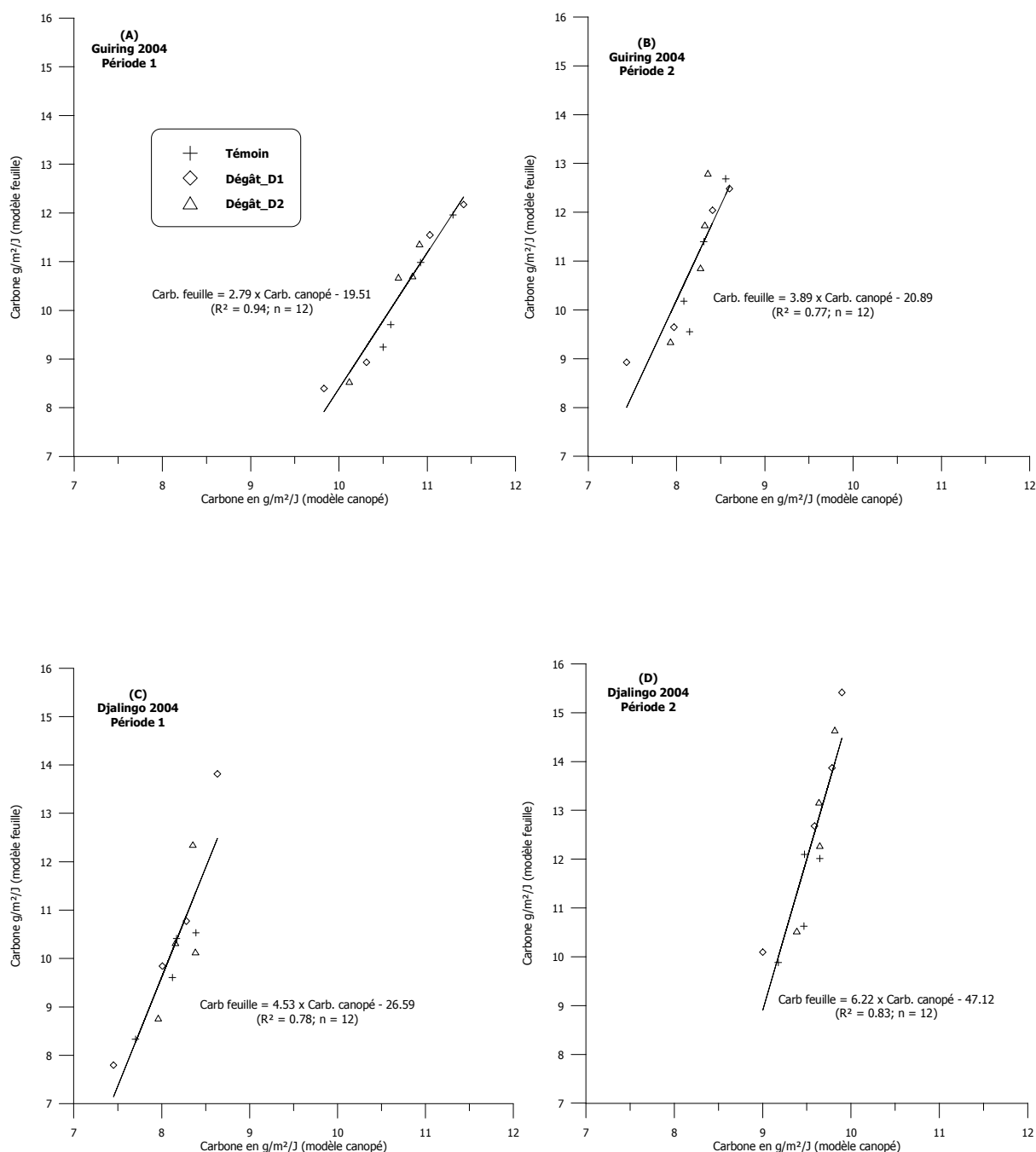


Figure 6-7 : Comparaison de la production de carbone ($\text{g/m}^2/\text{J}$) estimée à partir du modèle feuille avec celle calculée à l'échelle de la canopée, au cours des périodes de récupération à Guiring et Djalingo. Dispositif 1, année 2004.

La période 1 s'étend de 57 à 67 JAL à Guiring, et de 63 à 73 JAL à Djalingo

La période 2 correspond à la décade suivante (68 – 78 JAL à Guiring), et (74 – 83 JAL à Djalingo).

qu'elle est constituée de 40% de carbone (Hesketh et al. 1971 ; Herrigde et Pate, 1977). La biomasse racinaire non considérée dans l'évaluation de la biomasse faite à l'aide du modèle canopée, a été estimée à 16 % de la biomasse aérienne conformément aux travaux de Jallas (1991). Enfin, les pertes par respiration ont été estimées à 33 % du carbone total (ces pertes varient entre 33 et 56% selon Mauney, 1986).

La figure 6-7 montre que les sorties des 2 modèles sont bien corrélés ($R^2 > 0.77$), et que la production de carbone à l'aide du modèle de photosynthèse à l'échelle de la feuille est surestimée par rapport à celle obtenues par le modèle canopée.

VI.3. Besoins en carbone pour le développement des organes reproducteurs

VI.3.1. Méthode d'estimation de la demande en carbone

L'aptitude d'un organe à se procurer les assimilats synthétisés au niveau des sources est définie comme étant sa force de puits (Wareing and Patrick, 1975 ; Wolswinkel, 1985; Farrar, 1993). Bien que ce concept de force de puits, et notamment sa méthode d'estimation, ait suscité beaucoup de débats au sein de la communauté scientifique (Vertregt and Penning de Vries, 1987; Minchin and Thorpe, 1993 ; Patrick, 1993), on s'accorde à penser que la force de puits d'un organe peut être estimée à partir de son taux d'accumulation de matière sèche (Ho *et al.*, 1989). Selon Marcelis (1994), les besoins en carbone d'un organe fructifère, chez les plantes à croissance indéterminée, peuvent être calculés à partir de son taux de croissance potentielle. Dans le cas spécifique du cotonnier, le taux de croissance potentielle d'une capsule correspond à la dérivée de la courbe, en forme de sigmoïde, décrivant l'évolution de la matière sèche en fonction de l'âge de l'organe (Benedict et al., 1980).

VI.3.2. Force de puits des organes floraux et fructifères

Il existe une forte variabilité de matière sèche entre les capsules de mêmes âges physiologiques, que nous avons prélevées. Ces capsules situées sur différents nœuds pour une même position des branches fructifères, n'atteignent pas toujours leur potentiel de croissance. Ces différences sont dues aux variations de l'intensité des stress (carboné, hydrique et azoté) auxquelles sont soumis les organes fructifères en fonction de leur localisation sur le plant. Par conséquent, la fonction sigmoïde exprimant la croissance potentielle d'une capsule en fonction de l'âge (figure 6-8) a été établie à partir du poids maximal des capsules pour chaque âge physiologique. Afin de

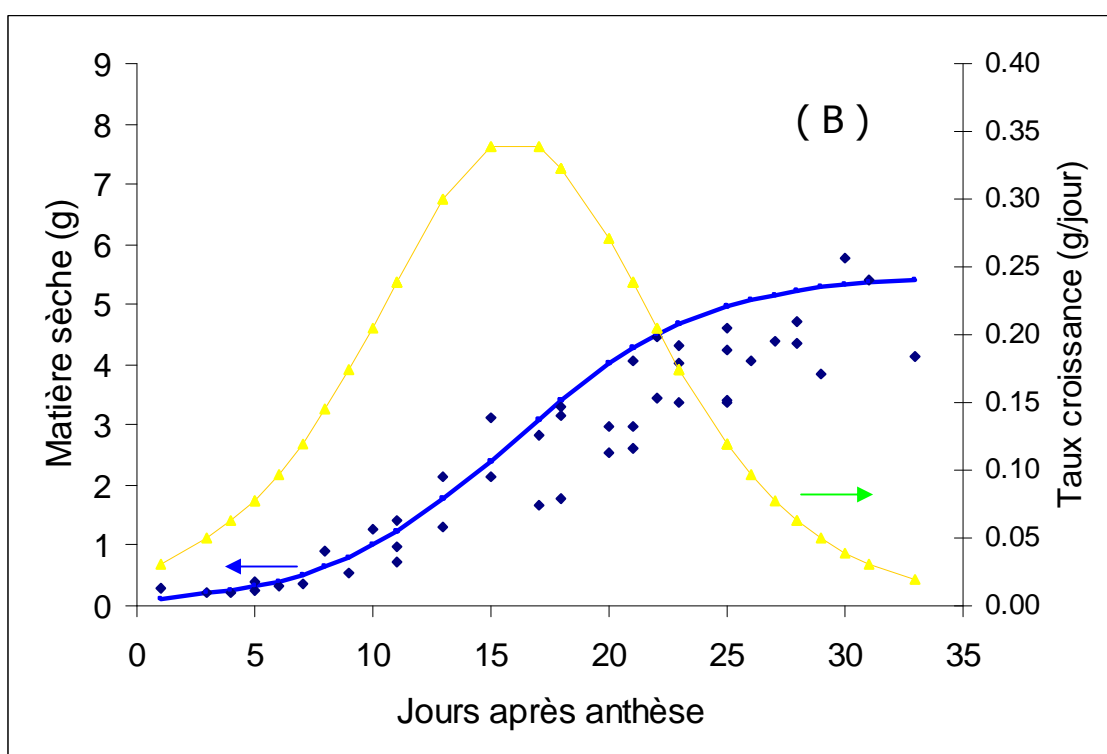
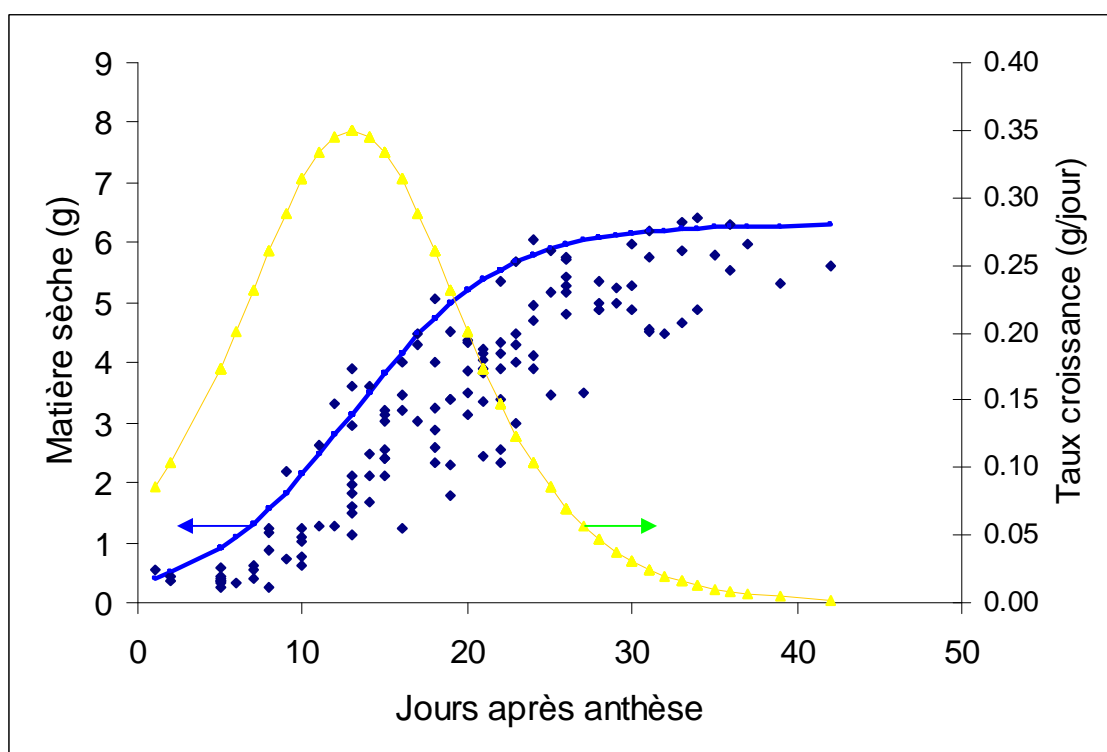


Figure 6-8 : Courbes d'évolution de la matière sèche et du taux de croissance potentielle d'une capsule en fonction de son âge. Expérimentation 2003.

Les taux de croissance potentielle sont obtenus en dérivant la l'équation qui exprime la matière sèche des capsules en fonction de leurs âges.

A : capsules en position 1 des branches fructifères

B : capsules en position 2 des branches fructifères.

limiter les variations de croissance, les paramètres de cette fonction (pente, point d'inflexion et poids final) ont été déterminés pour chacune des positions sur les branches fructifères.

La masse potentielle d'une capsule (M_p) à un âge T , s'exprime comme suit :

$$M_p = a/(1+\exp(-((T-b)/c)))$$

- $a=6.3$; $b=13$; et $c=4.5$ pour les capsules en position 1
- $a=5.5$; $b=13$; et $c=4$ pour les capsules en position 2
- $a=2.9$; $b=10$; et $c=2.3$ pour les capsules en position 3 et plus

Sa vitesse de croissance potentielle (dM_p/dT) correspond à la dérivée de la fonction sigmoïde :

$$dM_p/dT = (a \cdot \exp(-(T-b)/c)) / (1 + \exp(-(T-b)/c))^2,$$

et la sa force de puits est estimé à partir du taux de croissance en le divisant par le coefficient a .

Après une phase lente de croissance observée pendant la première semaine de leur vie, les capsules croissent de façon exponentielle, avec une vitesse maximale vers 13-16 jours. Elles atteignent leur taille maximale vers le 35ème jour après anthèse. Ce rythme de croissance des organes fructifères du cotonnier a fait l'objet de nombreux travaux. Il a été montré notamment que les différents constituants de la capsule ne se développent pas à la même vitesse. Mogilner et al., 1965 (cité par Marani, 1979) ont noté, par exemple, que les capsules atteignent leur taille définitive vers 40 jours après anthèse, alors que les carpelles arrêtent leur croissance dès le 20ème jour. Benedict (1973) a observé que l'évolution de masse de fibre dans le temps prend également une forme sigmoïdale, avec une vitesse maximale de croissance vers 25-30 jours après anthèse, et une taille finale vers 40-45 jours. Mutsaers (1976) rapporte que pendant les premiers jours du développement de la capsule, l'augmentation du poids est principalement due à la croissance des carpelles. La force de puits de cette composante de la capsule au stade juvénile diminue ensuite pendant le développement de l'organe. Ainsi, la taille des carpelles augmente très rapidement au stade juvénile de la capsule et atteint son poids définitif au bout de 3 semaines, alors que la matière sèche dans les graines et dans la fibre s'accumule pendant 6 semaines environ (Leffler, 1976).

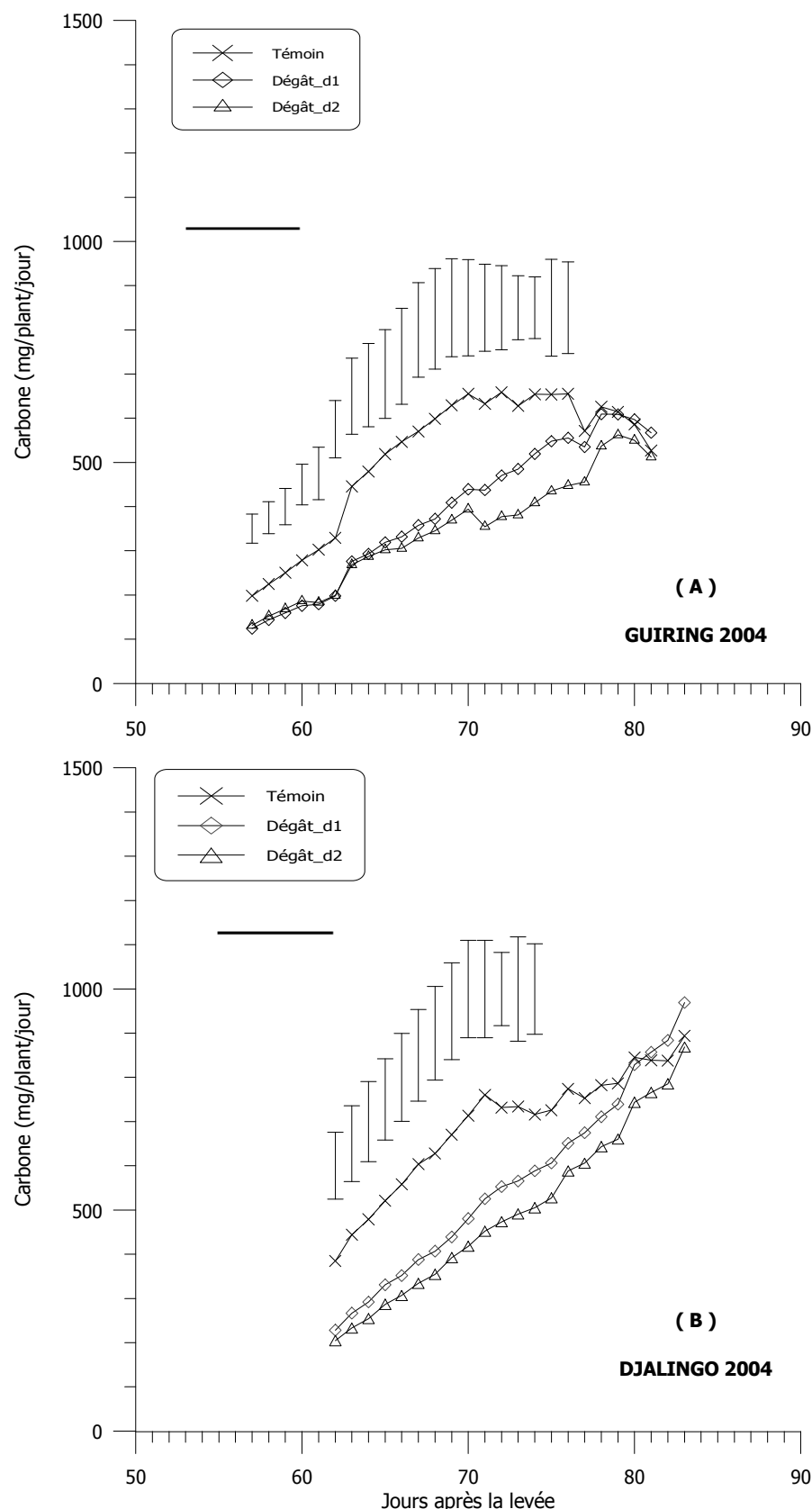


Figure 6-9 : Evolution des besoins en carbone pour la croissance des organes reproducteurs, en fonction des niveaux des dégâts (T, d1 et d2) à Guring (A) et à Djalingo (B) en 2004. Dispositif 1. Les barres verticales correspondent aux ppds (plus petite différence significative) à 5%. Les barres horizontales représentent les périodes de destructions d'organes floraux.

Les variations des capacités d'attraction des assimilats par les différents constituants de la capsule au cours de leur développement, rendent complexe l'estimation de la force de puits des organes fructifères dans les modèles mécanistes. Cela conduit à plusieurs approches d'évaluation du taux de croissance potentielle des capsules dans la littérature. Thornley et Hesketh (1972) ont défini une équation polynomiale de 3ème degré pour décrire l'évolution de la matière sèche au cours de la vie d'une capsule. Dans l'un des premiers modèles de simulation de la croissance du cotonnier, Stapleton et al. (1973), considère que les besoins journaliers en assimilats de chaque organe floral initié augmentent de façon exponentielle pendant les 35 premiers jours (jusqu'à 2 semaine environ après anthèse), puis se stabilisent à une valeur constante de 0.227 g/jour. Dans un autre modèle (SIMCOT), McKinion et al. (1975) estime que les besoins d'une capsule croissent exponentiellement pendant la première semaine après anthèse, puis se maintiennent à un taux de 0.225 g/jour pendant 3 semaines avant de diminuer progressivement par la suite. D'autres modèles décrivant des taux maxima de croissance potentielle des capsules entre 1-2 semaines après anthèse (Gutierrez, 1975), ou un taux constant de 0.24 g/jour pendant 6 semaines à partir du 5ème jour après anthèse (Wallach, 1978), ont été utilisés.

Les quantités journalières de carbone allouées aux organes floraux (boutons floraux et fleurs) ont été également prises en compte dans le calcul de la consommation de carbone par les organes reproducteurs. Leurs forces de puits ont été estimées de la même façon que celles des capsules c'est-à-dire, en dérivant la fonction reliant la matière sèche à l'âge des organes.

VI.3.3. Effets des dégâts d'insectes sur les besoins en carbone des puits reproducteurs

Les besoins journaliers en carbone de l'ensemble des organes reproducteurs d'un plant ont été déterminés en cumulant les taux de croissance individuels des organes floraux et fructifères. La matière sèche a été convertie en carbone en considérant qu'elle est constituée de 40% de carbone (Hesketh et al. 1971 ; Herrigde et Pate, 1977). L'effet des stress hydriques sur les besoins trophiques des organes a été pris en compte en multipliant leur taux de croissance potentielle par le rapport (ETR/ETM).

La figure 6-9 montre que les besoins en carbone des fruits en croissance sur les plants endommagés sont réduits par rapport aux témoins (sans dégât) pendant une période

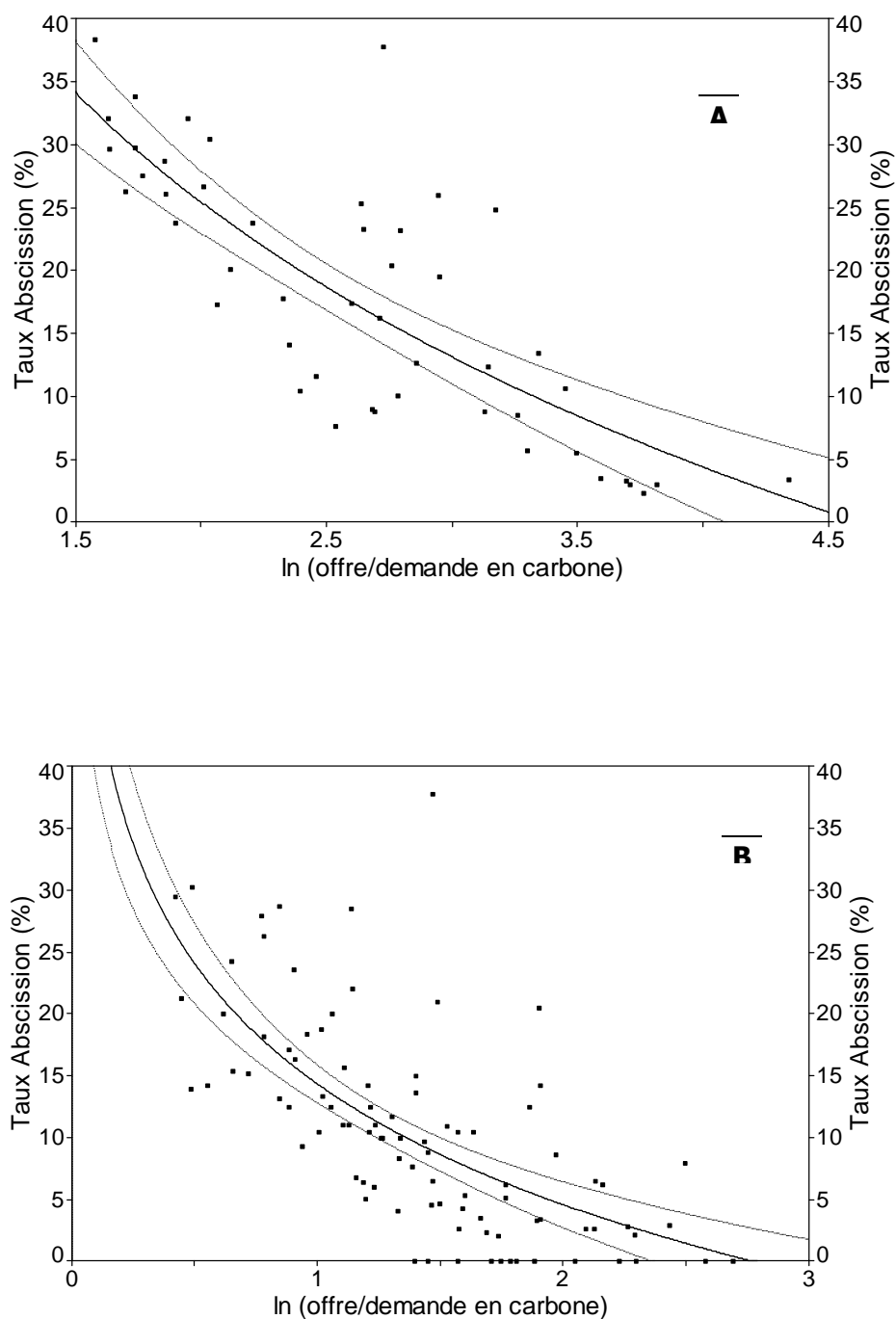


Figure 6-10 : Relation entre un indice de compétition trophique (pool carboné disponible/besoins en carbone des organes reproducteurs) et les taux d'abscission des sites fructifères. A : relation établie à partir de l'offre en carbone estimée à l'échelle du couvert. B : relation établie à partir de l'offre en carbone calculée à l'échelle du plant.

Les fonctions reliant les 2 variables sont de type $Y=a+b*\ln X$, avec un $R^2 = 0.67$ pour le graphe en A, et $R^2 = 0.51$ pour le graphe en B.

Sur chaque graphe, les 2 courbes qui encadrent la fonction Y représentent les intervalles de confiance à 95 %.

d'environ 2 semaines après la fin d'imposition des dégâts. Cette baisse de la force de puits reproducteurs chez les plants soumis à la contrainte biotique est observée dans les 2 localités (Guiring et Djalingo). L'écart entre les plants témoins et les plants endommagés est faible à la fin de la contrainte biotique, mais il augmente très rapidement avec la croissance des premières capsules formées et non détruites sur les témoins.

VI.4. Relation entre la disponibilité en carbone et l'abscission des organes floraux et fructifères

Selon la théorie nutritionnelle, l'abscission des organes floraux et fructifères serait contrôlée par les facteurs affectant aussi bien les sources (photosynthèse) que les puits reproducteurs (charge en capsules) (Guinn, 1982). Pour tester cette hypothèse de régulation trophique par ajustement des puits, un indice de compétition interne pour les ressources carbonées a été calculé en divisant l'offre totale en carbone par la demande en carbone des organes reproducteurs. Les calculs de l'offre et des besoins en carbone pour la croissance des organes floraux et fructifères d'une part, et les calculs des taux d'abscission des sites fructifères d'autre part, ont été effectués sur les deux périodes post-dégâts précédemment définies dans le paragraphe VI.2.1. (période 1 : de 57 à 67 JAL pour Guiring, et de 63 à 73 JAL pour Djalingo; et période 2 : de 68 à 78 JAL pour Guiring, et de 74 à 83 JAL pour Djalingo).

L'analyse de l'ensemble de données des 2 périodes, tous niveaux de dégâts et localités confondus, révèle une corrélation significative entre l'indice de compétition interne pour le carbone et le taux d'abscission des organes floraux et fructifère à l'échelle de la plante entière (figures 6-10a et 6-10b). Lorsque la compétition pour les ressources carbonées augmente du fait d'une restriction de l'offre ou d'une forte augmentation de la charge en capsules, la plante ajuste ses besoins à la quantité de carbone disponible en faisant tomber les boutons floraux et les jeunes capsules à faibles force de puits.

De tels mécanismes d'ajustements de puits en réponse à une restriction de l'offre en assimilats et la demande croissante des capsules au cours du développement reproducteur ont été également rapportés par Dusserre (2001). Dans ses travaux, Dusserre a évalué un niveau de compétition apparent (ICA) à l'échelle de la plante entière par le rapport entre la charge en capsules (demande) et le taux de croissance de la plante (offre), et a montré que l'ICA était positivement corrélé au taux

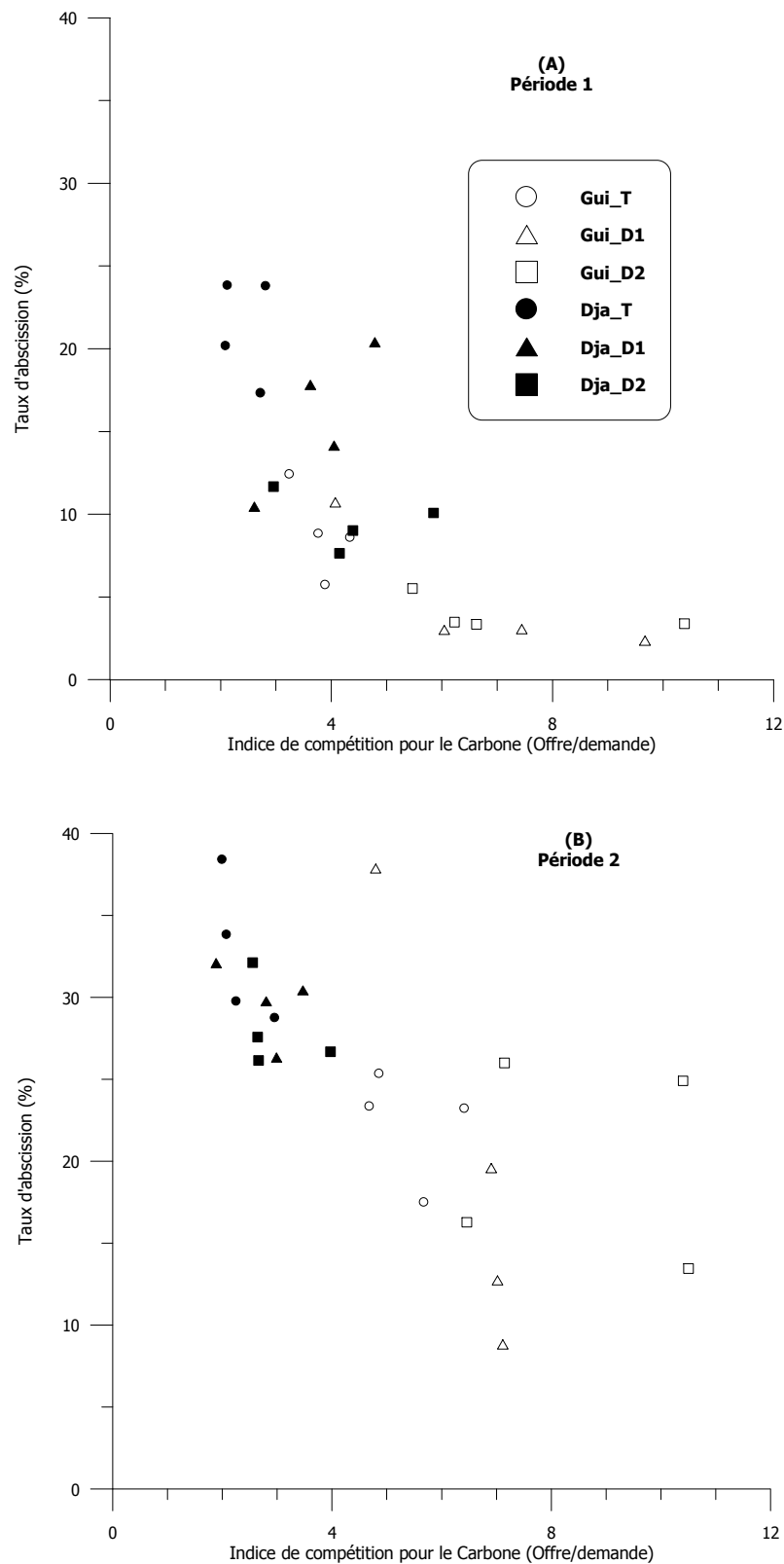


Figure 6-11 : Effet des dégâts simulés d'insectes sur l'évolution des taux abscission en fonction du niveau de compétition trophique au cours de la période de récupération. Dispositif 1.

L'indice de compétition pour le carbone correspond au rapport entre la quantité de carbone exporté par les feuilles et celle consommée par les organes reproducteurs.

La période 1 s'étend de 57 à 66 JAL à Guiring (Gui), et de 63 à 73 JAL à Djalingo (Dja)

La période 2 correspond à la décade suivante (67 – 77 JAL à Guiring), et (74 – 83 JAL à Djalingo).

d'abscission des organes floraux et fructifères. Un ralentissement du rythme de développement d'émission des sites fructifères suite à l'augmentation de l'ICA a été également démontré.

L'effet des dégâts simulés d'insectes sur la régulation trophique par ajustements de puits est présenté sur les figures 6-11a et 6-11b. Bien que les limites entre les différents niveaux de dégâts ne soient très nettes, il apparaît dans chaque localité que (Guiring et Djalingo) pendant les 10 premiers jours post-dégâts (période 1), le rapport offre/demande en carbone (ou indice de compétition) est plus élevé chez les plantes endommagées que chez les plantes témoins (figure 6-11a). A niveau égal de ressources carbonées, les plantes endommagées qui ont une charge en capsules réduite, perdent moins de sites fructifères que les plantes témoins. Pendant la deuxième décade post-dégâts (période 2), les limites entre les différents niveaux de dégâts sont encore moins bien tranchées qu'en période 1, mais les taux d'abscission restent corrélés aux indices de compétition (figure 6-11b).

Selon Lieth (1986), à chaque stade du développement de la plante, il existerait une charge potentielle de capsules « boll carrying capacity » que la plante est capable de retenir. Cette charge potentielle est variable en fonction de la disponibilité en assimilats pour la croissance des fruits. Ainsi, le rapport entre nombre de capsules présentes sur une plante à un stade donnée de sa croissance et le nombre potentiel de capsules qu'elle aurait dû porter à ce stade, serait donc un indicateur du niveau de stress subi.

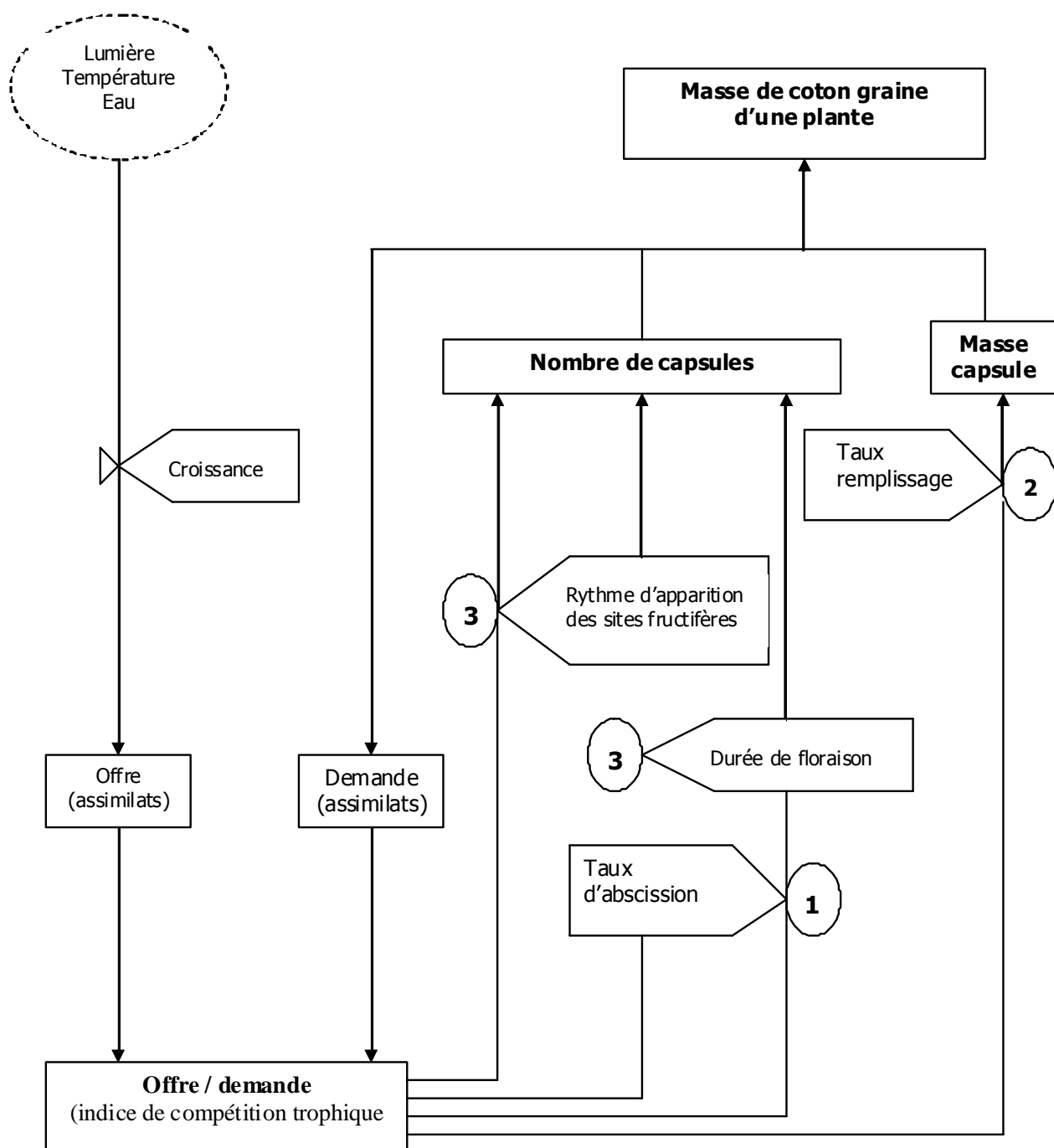


Figure 7-1 : Représentation schématique des effets des dégâts d'insectes sur l'élaboration du rendement en coton graine à l'échelle de la plante.

Les chiffres 1 à 3 indiquent les fonctions pouvant être affectées suite aux dégâts de ravageurs (voir explication dans le paragraphe VII-2)

La figure 7-1 présente un diagramme schématique des effets d'une attaque simulée de lépidoptères carpophages sur l'élaboration du rendement en coton graine à l'échelle de la plante.

VII.1. Dégâts d'insectes et rendement en coton graine

Le rendement en coton graine est la résultante du nombre de plantes à l'unité de surface et de la mise en place de deux autres composantes au cours du développement de la plante : nombre de capsules par plante et le poids moyen de coton par capsule. Lorsqu'une plante est soumise aux dégâts d'insecte, l'augmentation de ces 2 dernières composantes à la fois, entraîne une surcompensation, tandis que leur réduction concomitante entraîne une baisse de production.

Nos résultats montrent que dans les parcelles semées tardivement, les attaques simulées d'insectes, en début de floraison, diminuent significativement le rendement en coton graine en réduisant le nombre de capsules et le poids moyen capsulaire (tableau 5-6). En revanche, lorsque les semis sont effectués plus tôt, les dégâts d'insectes en début de floraison n'ont pas d'effet sur la production, et n'affectent aucune des deux composantes de rendement (tableaux 5-4 et 5-5). L'analyse du profil de récolte sur le plant moyen révèle que les pertes potentielles de rendement sur les premières positions des branches fructifères, suite aux destructions d'organes floraux, sont compensées par une production plus importante sur les positions distales (P2 à P5).

VII.2. Dégâts d'insectes et développement reproducteur

Le nombre de capsules récoltées sur une plante est la résultante (i) du rythme d'apparition des organes fructifères, (ii) de la durée de floraison utile, et (iii) du taux d'abscission de ces organes (figure 7-1). L'analyse du développement reproducteur dans les parcelles semées précocement montre que le maintien par les plants endommagés d'un nombre de capsules matures équivalent à celui des plants témoins, est la conséquence d'une réduction des taux d'abscission des sites fructifères pendant la période post-dégâts (figure 5-6). Les deux autres composantes du nombre de capsules (rythme d'émission des sites fructifères, et durée de floraison utile définie

comme la période comprise entre le début de floraison et le « cut-out ») ont été insensibles aux niveaux de contrainte biotique imposés (figures 5-4, 5-5, 5-8 et 5-9).

Sur le plan physiologique, la compensation résulte du maintien par les plants endommagés, d'une assimilation carbonée comparable voire supérieure à celle des témoins pendant la période de récupération. Trois hypothèses ont été émises par Sadras (1995) à partir des travaux de Hearn et Room (1979), Kletter et Wallach (1982) et Brook et al., (1992c) pour expliquer les mécanismes de compensation. Les types de réponse de la plante à la base des hypothèses sont indiqués par les chiffres 1, 2 et 3 sur la figure 7-1.

- L'hypothèse 1 fait référence à une réponse passive différée. Elle stipule que les assimilats initialement destinés aux organes détruits, seraient prioritairement alloués aux organes végétatifs et en particulier aux racines dont le développement permet un accroissement de la surface foliaire et un gain ultérieur d'assimilats. Le gain en ressources carbonées et azotées ainsi réalisé favorise la rétention des sites fructifères qui auraient dû être abscissés physiologiquement en l'absence de dégâts.

- L'hypothèse 2 repose sur une réponse active instantanée. Selon cette hypothèse, les ressources carbonées et minérales destinées aux organes détruits seraient immédiatement orientées vers les organes fructifères en place. Cette remobilisation instantanée des assimilats entraîne un accroissement en masse des capsules.

- L'hypothèse 3 porte sur le caractère actif différé de la réponse de la plante. Dans ce cas, la remobilisation des assimilats initialement destinées aux organes détruits entraînerait une augmentation de la vitesse et/ou de la durée de floraison. Ce changement de la dynamique de développement reproducteur conduit à une production de sites fructifères supplémentaires.

Un quatrième type de réponse, dite passive instantanée, très peu fréquent, est successible d'être observé. Il se produit dans le cas où les organes fructifères détruits correspondent à ceux qui seraient tombés physiologiquement même en l'absence d'insectes.

Ces types de réponse ne sont pas toujours exclusifs, mais leur importance relative est très variable ; il semble exister un ordre de priorité qui dépend du stade phénologique de culture au moment des dégâts, et de l'intensité des dégâts subis. Selon Brook et al. (1992b), l'augmentation de la masse des capsules en réponse aux dégâts d'insectes

n'est observée que lorsque la plante est incapable de remplacer le nombre d'organes fructifères endommagés. Le rôle prépondérant de la rétention des sites dans les mécanismes de compensation des pertes d'organes dues aux ravageurs, comme nous l'avons mis en évidence dans cette étude, a été également démontré par Stewart et al. (2001), dans des conditions culturales où la durée de fonctionnement des plantes après infestation ne permettait pas un développement de sites fructifères supplémentaires.

VII.3. Croissance végétative, compétition trophique et ajustement de puits

VII.3.1. Croissance végétative

Aucun effet significatif des dégâts simulés d'insectes sur la surface foliaire d'une plante n'a été observé, mais l'analyse de la répartition de cette surface foliaire sur les différents nœuds de la plante révèle une différence entre niveaux de dégâts. Une croissance foliaire plus importante sur les nœuds 5 à 11 des BF ou sur les Branches végétatives a été observée sur les plants endommagés au cours de la période de récupération (tableau 5-2a,c). Ces feuilles de la partie médiane des plants sont majoritairement constituées de jeunes feuilles à forte activité photosynthétique (Constable et Rawson, 1980a); elles auraient de ce fait fortement contribué à l'augmentation de la rétention des sites fructifères sur les plants endommagés. L'acquisition de ressources carbonées supplémentaires au niveau des nœuds médians des plantes suite aux pertes d'organes floraux a été prouvée par Lei (2002), qui rapporte que l'interception du rayonnement lumineux dans la partie basale (première moitié des plants à partir des nœuds cotylédonaire) est significativement plus élevée dans les parcelles endommagées que dans les parcelles témoins.

VII.3.2. Ressources carbonées et ajustement de puits

L'offre en carbone à l'échelle du peuplement végétal, ou de la plante (par cumul des productions photosynthétiques des feuilles) n'a pas été affectée par les destructions d'organes floraux (figures 6-1, 6-6). Cette observation a été également faite par Holman (1996) à la suite d'une destruction de 30% des organes en première position des branches fructifères. Mais, ces biomasses n'ont été estimées qu'au niveau de la partie aérienne sans prise en compte des racines dont la masse peut doubler à la suite d'une attaque précoce de ravageurs (Sadras, 1996). Selon certains auteurs,

l'accroissement des racines sur les plants endommagés permettrait une meilleure absorption des éléments minéraux, et se traduirait au niveau de la partie aérienne, par une augmentation de la teneur en azote des feuilles, de la surface foliaire et des capacités photosynthétiques (Brook et al., 1992c). Dans une étude plus récente, YueQiang *et al.*, (2003) note une surcompensation des pertes précoces d'organes floraux, suite à un accroissement de la surface des feuilles et de l'activité photosynthétique pendant la période de récupération; Ces changements au niveau foliaire pourraient résulter d'une stimulation des fonctions racinaires. L'une des rares études des mécanismes de compensation intégrant la partie souterraine de la plante, montre cependant que les activités racinaires ne peuvent stimuler la biomasse des parties végétatives aériennes qu'en cas d'attaques précoces d'insectes dans les parcelles à fort potentiel de production (Sadras, 1996). Dans nos expérimentations où les dégâts sont réalisés en début de floraison, dans des parcelles moyennement productives, il est probable que les faibles réponses de la croissance végétative aérienne aux dégâts simulés d'insectes, soient la conséquence d'une insensibilité des racines.

Dans l'approche de la photosynthèse à l'échelle de la feuille, le calcul de l'efficacité d'interception du rayonnement, est basé sur l'âge et la position de la feuille par rapport aux nœuds de la tige principale. Les travaux menés par Kasemsap et al., (1997) montrent que cette approche est pertinente, mais ils soulignent la nécessité d'une prise en compte (i) de la position des feuilles sur les différents nœuds des branches fructifères et végétatives, et (ii) de l'angle d'inclinaison des branches pour une meilleure estimation de l'efficacité d'interception de la lumière (coefficient β). Ce modèle de photosynthèse repose également sur l'estimation d'une efficacité biologique (accumulation de la matière sèche par unité de rayonnement absorbé) en fonction de l'âge de la feuille, indépendamment des positions qu'elles occupent sur la plante. L'efficacité biologique étant étroitement liée à la teneur en azote des feuilles, son estimation peut être biaisée en raison des fortes variations des ressources azotées qui peuvent exister entre les différentes parties de la plante, au cours du développement reproducteur (Milroy et al., 2001). Une démonstration des effets du gradient d'azote au sein de la plante à un moment donné de son développement, sur l'efficacité biologique a été faite par les mêmes auteurs (Milroy et Bange, 2003).

Nos résultats ont montré que le modèle feuille surestime la production de carbone par rapport au modèle canopée. Ces différences entre modèles pourraient s'expliquer (i) par un biais dans la conception du modèle qui ne prévoit aucune réserve de carbone à la fin de la journée; réserve qui aurait pu limiter l'activité photosynthétique de la feuille le jour suivant, et (ii) par l'absence d'un calibrage de certains paramètres du modèle dans nos conditions pédo-climatiques. La photosynthèse maximale (F_{max}) par exemple, qui a été mesuré à 2000 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ dans les conditions Australiennes, est très sensible à la luminosité. Or, on note que les écarts entre les deux modèles de production de carbone sont plus importants dans les sites à faible ensoleillement (cas de Djalingo) (figures 6-7c,d) que dans les sites plus ensoleillés (cas de Guiring) (figures 6-7a,b). Ces différences entre nos 2 sites d'expérimentation témoignent de la nécessité de paramétrer F_{max} dont les valeurs calculées uniquement en fonction de l'âge de la feuille sont probablement surestimées à Djalingo, et dans une moindre mesure à Guiring. Le second paramètre susceptible d'expliquer la surproduction du carbone par le modèle feuille est l'efficacité d'utilisation du rayonnement (α). Ce paramètre est très sensible aux variations de la concentration en azote des feuilles est également une source importante de biais dans l'estimation de la photosynthèse à l'échelle de la feuille.

S'agissant de la demande en carbone, nos résultats révèlent une réduction significative de l'utilisation du carbone par les organes reproducteurs d'une plante endommagée. Cette baisse de la consommation des ressources carbonées au cours de la période de récupération, résulte des faibles forces de puits des capsules en développement (figure 6-9). La quantité de carbone allouée à chaque organe fructifère d'un âge donné, a été calculé à partir de son taux de croissance potentielle. Cette méthode d'évaluation de la force d'attraction des assimilats par une capsule peut être mise à défaut, parce qu'elle ne tient pas compte des différentes composantes de la capsule (carpelle, graine et fibre). Selon Benedict et al., (1980), la force de puits d'une capsule est principalement déterminée par les carpelles pendant les 3 premières semaines, puis par les fibres. Dusserre (2001) rapporte que le nombre de graine est le principal déterminant de la demande d'une capsule; il permet d'expliquer 72% de la variabilité de la quantité d'assimilats reçue par une capsule.

L'analyse de la dynamique d'abscission des organes reproducteurs en fonction de la disponibilité en carbone ont montré que la perte d'organes fructifères à faibles force de puits est un des moyens mis en œuvre par la plante pour réguler la compétition interne pour les assimilats. Notre approche d'évaluation de la compétition à partir du rapport entre l'offre et la demande en carbone des puits reproducteurs est souvent utilisé par les agronomes, mais elle comporte une certaine imperfection car la demande devrait être évaluée à l'échelle de la plante entière en considérant l'ensemble des puits végétatifs et reproducteurs. Toutefois, la limitation de la demande carbonée aux seuls puits reproducteurs est justifiée par le fait les organes fructifères constituent le principal poste de dépense en énergie de la plante pendant la phase de développement reproducteur.

VII.4. Conclusion Générale

La conception de stratégies de lutte intégrée contre les lépidoptères carpophages repose sur de bonnes pratiques agricoles au cours du cycle du cotonnier, mais également après la récolte. Les opérations post-récoltes permettent de limiter les résistances des lépidoptères aux insecticides. Elles consistent à détruire les formes diapausantes de chenilles dans le sol, et à traiter chimiquement les plantes hôtes (adventices, et cultures conduites en contre saison) (annexe 1-2). L'usage des insecticides pendant le cycle cultural du cotonnier doit être raisonné en fonction du niveau d'infestation, mais aussi en fonction des différents éléments de l'itinéraire technique mis en œuvre dans une situation pédo-climatique donnée. La complexité des interactions entre ces différents facteurs de production requiert l'emploi des systèmes d'aide à la décision d'ordre tactique ou stratégique. Pour cela, des modèles servant à la fois au diagnostic et au pronostic sont nécessaires.

L'utilisation de modèles en vue d'une définition des seuils d'intervention contre les chenilles de la capsule, sont en cours d'expérimentation au Cameroun. Si l'élaboration de tels seuils peut être relativement aisée dans le cas des cultures où l'élaboration du rendement est simple, et où les ravageurs n'affectent qu'une seule fonction de manière ponctuelle, c'est loin d'être cas en culture cotonnière. Du fait de la croissance indéterminée du cotonnier, plusieurs fonctions de l'élaboration du rendement en coton graine peuvent être affectées par les insectes (figure 7-1). Ces fonctions qui concourent au rendement final peuvent être affectées à des degrés divers par les

dégâts de ravageurs en fonction (i) du potentiel de production de parcelle infestée, (ii) du stade phénologique de la culture au moment des attaques, (iii) de la nature et l'âge de l'organe reproducteur attaqué. Ainsi pour être performant, les outils de modélisation doivent être fondés sur une bonne connaissance des relations entre les insectes, la plante et l'environnement abiotique.

Dans le cas du Nord Cameroun, nos résultats révèlent qu'une installation tardive de la culture affecte négativement la production de coton-graine, parce que la majorité des capsules se développent pendant une période de déficit hydrique consécutive à l'arrêt précoce des pluies. Dans ces conditions, les destructions d'organes floraux en début de floraison, affectent deux fonctions d'élaboration du rendement (remplissage des capsules, et le taux d'abscission des sites fructifères), et entraînent une baisse de rendement.

En revanche, lorsque les semis sont effectués précocement, les rendements sont très nettement supérieurs à celles des parcelles mises en place tardivement. Dans ce cas, les ressources hydriques au cours du développement reproducteur, sont favorables à la maturité de la plupart des capsules. Des dégâts d'insectes, faibles à modérés, qui surviennent en début de floraison, n'ont pas d'incidence sur le rendement en coton-graine. Cette tolérance des plantes à la contrainte biotique, résulte d'une réduction des taux d'abscission des sites fructifères (composante du nombre de capsules) pendant la période de récupération. L'analyse du profil de la production à l'échelle du plant montre que les capsules détruites sur la position 1 des Branches fructifères (BF), ont été remplacées par une rétention des capsules supplémentaires au niveau des positions distales (position 2 à 5) des BF et sur les branches végétatives.

Sur le plan physiologique, l'application des fonctions logistiques (extraites de la littérature pour la plupart) à nos données a permis d'analyser les effets des dégâts d'insectes simulés sur l'offre et de la demande en carbone pendant la période de récupération. Il en ressort que les pertes d'organes floraux en début de floraison n'affectent pas la production de carbone, mais elles réduisent les ressources carbonées utilisées par les organes reproducteurs, pendant les deux premières semaines post-dégâts. Le rapport entre l'offre et la demande en carbone est apparu comme un déterminant majeur de l'abscission des organes floraux et fructifères.

Les différentes variables mesurées au cours de cette étude, pourront permettre de vérifier l'adéquation entre les observations en champ, et les sorties générées par le modèle Cotons-Simbad, dans l'optique d'élaboration de meilleures stratégies de lutte contre les lépidoptères carpophages par voie de modélisation.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Amthor J.S., 1984. The role of maintenance respiration in plant growth. *Plant, Cell and Environment*, 7: 561-19.
- Ashley, P.A., 1972. ¹⁴C-Labelled photosynthate translocation and utilisation in cotton plants. *Crop Science*, 12: 69-74.
- Auld B.A, Dennett M.D et Elston J., 1978. The effects of temperature changes on the expansion of individual leaves of *Vicia faba* L. *Annals of Botany* 42: 877-88.
- Ball R.A., Oosterhuis D.M. et Mauromoustakos A., 1994. Growth dynamics of cotton plants during water deficit stress. *Agronomy Journal*. 86 (5): 788-795.
- Baron, C., P. Perez, et F. Maraoux., 1996. Sarrabil: Bilan hydrique à la parcelle. Analyses comparatives des bilans annuels ou pluriannuels. Analyses des risques climatiques. CIRAD.
- Bednarz C.W. et Roberts P.M., 2001. Spatial yield distribution in cotton following early-season floral bud removal. *Crop Science*, 41: 1800-1808.
- Bednarz C.W. et Nichols R.L., 2005. Phenological and morphological components of cotton crop maturity. *Crop Science*, 45: 1497-1503
- Belsky, A.J., Carson, P.W., Jensen, C.L. and Fox, G.A., 1993. Over-compensation by plants : herbivory optimisation or red herring ? *Evol. Ecol.*, 7: 109-121.
- Benedict C.R., 1984. Physiology. In : Cotton, R.J. Kohel et C.F. Lewis (eds), *Agronomy monograph* 24: 151-201.
- Benedict C.R., Smith R.H. et Kohel R.J., 1973. Incorporation of ¹⁴C photosynthate into developing cotton bolls, *Gossypium hirsutum* L. *Crop Science*. 13: 88-91.
- Benedict CR, Schubert A.M, Kohel R.J., 1980. Carbon metabolism in developing cotton seed: sink demand and the distribution of assimilates. *In* Proceedings of the Beltwide Cotton Conference. National Cotton Council, Memphis, TN, pp. 346-351.
- Bhatt, J. G., 1988. Transport of radioactivity in relation to bracts in the cotton plant. *Annals of Botany*, 62: 571-573.
- Blanke M.M, Lenz F., 1989. Fruit photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 7: 561-569.
- Bordovsky J.P. et Lyle W.M., 1997. Planned soil water depletion of irrigated cotton on the southern high plains. *In* Brown J.M. (ed.), *Proceedings of Beltwide Cotton Production Conference*, National Council of America, Memphis (USA), pp. 1403-1406.
- Brabant P., et Gavaud M., 1985. Les sols et les ressources en terre du Nord-Cameroun. ORSTOM, Paris, MESRES et IRA Cameroun, collection notice explicative, n° 103: 285 p.
- Braud M., 1987. La fertilisation d'un système de culture dans les zones cotonnières soudano-sahéliennes. Supplément à *Coton et Fibres Tropicales*, Série Doc. Etude et Synthèse n°8.
- Braud M., Fritz A., Megie C. et Quillon P.J., 1969. Sur la déficience en bore du cotonnier. Observations préliminaires. *Coton et Fibres Tropicales*, 24 (4) : 465-467.
- Brettell T. H., 1983. Strategy for cotton bollworm control in Zimbabwe. *Zimbabwe Agricultural Journal*, 80: 105-108.
- Brook K.D., Hearn A.B. et Kelly C.F., 1992c. Response of cotton, *Gossypium hirsutum* L., to damage by insect pests in Australia : Compensation for early season fruit damage. *J. Econ. Entomol.*, 85, 4: 1378-1386.

- Brook K.D., Hearn A.B. et Kelly C.F., 1992a. Response of cotton to damage by insect pests in Australia : Pest management trials. *J. Econ. Entomol.*, 85 (4): 1356-1367.
- Brook K.D., Hearn, A.B. et Kelly, C.F., 1992b. Response of cotton, *Gossypium hirsutum* L., to damage by insect pests in Australia : Manual simulation of damage. *J. Econ. Entomol.*, 85 (4): 1368-1377.
- Bourland F.M., Oosterhuis D.M. et Tugwell N.P., 1992. Concept for monitoring the growth and development of cotton plants using main stem node counts. *J. Proc. Agric.*, 5 (4): 532-538.
- Bourland F.M., Oosterhuis D.M. et Lammers J.D., 1997. Critical NAWF values for identifying the last effective boll population. *In* Brown J.M. (ed.), *Proceedings of Beltwide Cotton Production Conference, National Council of America, Memphis (USA)*, pp. 1361-1362.
- Bunce J.A., 1986. Measurement and modelling of photosynthesis in field crops. *Review of Plant Science*, 4: 47-77.
- Casenave et Valentin, 1989. Les états de surface de la zone sahélienne. Influence sur l'infiltration. ORSTOM. Paris, France. 226 p.
- Cattan P. et Schilling R., 1990. Les systèmes arachidières dans les zones de savanes ouest-africaines. *In* Actes des rencontres internationales « Savanes d'Afrique, terres fertiles? » Montpellier 10-14 décembre 1990, pp. 145-171.
- Chapin F.S. III, Schulze E.D. et Mooney H.A., 1990. the ecology and economics of storage in plants. *Annu. Rev. Syst.*, 21 : 423-427.
- Charles-Edwards D.A. et Lawn R.J., 1984. Light interception by grain legumes crops. *Plant Cell Environment*, 7: 247-251.
- Charles-Edwards D.A., Doley D. et Rimmington G.M., 1986. The light use efficiency. *In* *Modelling plant growth and development*, Academic Press, New York, pp. 56-70.
- Christiansen M.N., 1986. Influence of atmospheric parameters on growth and development. *In* *Cotton physiology*, J.R.Mauney et J.McD. Stewart (eds), The Cotton Foundation (Memphis), pp. 39-46.
- Cognée M., 1974. Modalités de l'abscission post florale chez le cotonnier. Liaison avec quelques facteurs internes. *Cot. Fib. Trop.*, 29 (4): 447-462.
- Constable G.A. et Rawson H.M., 1980a. Effect of leaf position, expansion, and age on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of cotton. *Aust. J. Plant Physiol.*, 7: 89-100.
- Constable G.A. et Rawson H.M., 1980b. Carbon production and utilization in cotton: inferences from a carbon budget. *Aust. J. Plant Physiol.*, 7: 539-553.
- Constable G.A., 1976. Temperature effects on the early development of cotton. *Aust J. Exp. Agric. and Anim. Husb.*, 16: 905-910.
- Constable G.A., 1986. Growth and light receipt by mainstem cotton leaves in relation to plant density in the field. *Agricultural and Forest Meteorology*, 37: 279-292.
- Crétenet M., 1980. Relations observées au Mali entre le rendement en coton-graine, la nutrition azotée du cotonnier (mesurée par le diagnostic pétioleaire) et certains facteurs climatiques. *Coton et Fibres Tropicales*, 35 (3) : 347-352.
- Crétenet M., 1987. Aide à la décision pour la fertilisation du cotonnier en côte d'Ivoire. *Coton et Fibres Tropicales*, 62 (4) : 245-254.
- Dekhuijzen H.M et Verkeke D.R., 1986. The effect of temperature on development and dry-matter accumulation of *Vicia faba* seeds. *Annals of Botany*, 58: 869-85.

- Dennett M.D., Auld B.A. et Elston J., 1978. A description of leaf growth in *Vicia faba* L. *Annals of Botany*, 42: 223-32.
- Donfack P., Seiny B. et M'biandoun M., 1997. Les grandes caractéristiques du milieu physique. Actes du colloque Agriculture des Savanes du Nord Cameroun: vers un développement solidaire des savanes d'Afrique Centrale. Garoua, novembre 1996. In Seiny B.L., Poulain J-F. and Faure G. (eds): pp. 29-41.
- Doorenbos J. et Kassam A.H., 1980. Réponse des rendements à l'eau. Rome, bulletin FAO d'irrigation et de drainage n° 33.
- Doorenbos J. et Pruitt W.O., 1976. Les besoins en eau des cultures. Rome, Bulletin FAO d'irrigation et de drainage n° 24.
- Dounias I., 1998. Modèles d'action et organisation du travail pour la culture cotonnière : cas des exploitations agricoles du bassin de la Benoué au Nord-Cameroun. Thèse de doctorat. 208 p. + annexes.
- Dugué P., Koulandi J. et Moussa C., 1994. Diversité et zonage des situations agricoles et pastorales de la zone cotonnière du Nord-Cameroun. IRA, projet Garoua II, Garoua, 84 p.
- Dugué P. et Guyotte K., 1996. Semis direct et désherbage chimique en zone cotonnière du Cameroun. *Agriculture et développement*, 11: 3-15.
- Dusserre J., 2001. Incidence d'une réduction de l'éclairement sur les ajustements de puits, la répartition des assimilats carbonés et sur les composantes du rendement et la qualité des fibres de coton à l'échelle de l'organe reproducteur du cotonnier (*Gossypium hirsutum* L.). Thèse de doctorat. Université Aix-Marseille III. 99 p. + annexes
- Eaton F.M., 1955. Physiology of cotton plant. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 6: 299-328.
- Eaton F.M. et Ergle D.R., 1953. Relation ship of seasonal trends in carbohydrate and nitrogen levels and effect of girdling and spraying with sucrose and urea to the nutritional interpretation of boll shedding in cotton. *Plant physiology*, 28: 203-220.
- Egli D.B et Wardlaw I.F., 1980. Temperature response of seed growth characteristics of soybeans. *Agronomy Journal*, 72: 560-4.
- Elmore C.D., 1973. Contributions of capsule wall and bracts to the developing cotton boll. *Crop Science*, 13: 173-175.
- Evans L.T., 1975. Beyond photosynthesis the role of respiration, translocation and growth potential in determining productivity. In : Cooper JP, ed. *Photosynthesis and productivity in different environments*. Cambridge University Press, PP. 501-517.
- Farrar J.F., 1988. Temperature and the partitioning and translocation of carbon. In : Long SP, Woodward FI (eds). *Plants and temperature*. Symposium of the Society of Experimental Biology 42. Cambridge: Company of Biologists, pp. 203-35.
- Farrar J.F., 1993. Sink strength : What is it and how do we measure it ? *Plant, Cell and Environment*, 16: 1015.
- Fernandez C.J., Cothren J.T. et Mc Innes K.J., 1996. Partitioning of biomass in water and nitrogen-stressed cotton during the pre-bloom stage. *Journal of Plant Nutrition*, 19 (3&4): 595-617.
- Franquin P., 1974a. Un modèle théorique du développement de la structure de la plante. *Physiol. Vég.*, 12 (3): 459-465.
- Franquin P., 1974b. Développement de la structure fondamentale ou développement morphogénétique de la plante. *Cahier Orstom, série Biol.*, 23: 23-30.

- Franquin P., 1985. Compétition, développement morphogène du cotonnier et production de la plante. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.* 6(20): 153-167.
- Friedrich J.W. et Huffaker R.C., 1980. Photosynthesis, leaf resistances and ribulose-1,5-Bisphosphate carboxylase degradation in senescing barley leaves. *Plant Physiology*, 65: 1103-1107.
- Gent M.P.N., 1982. Effect of defoliation and depodding on long distance translocation and yield in Y-shaped soybean plants. *Crop Science*. 22: 245-250.
- Gifford R.M. et Evans L.T., 1981. Photosynthesis, carbon partitioning and yield. *Annual Review of Plant Physiology*, 32: 485-502.
- Gilliland F.R.Jr., (1972) Influence of simulated early season insect damage on growth and yield of cotton. *Ala. Agric. Exp. Stn. Bull.* 442.
- Gipson J.R., 1986. Temperature effects on growth, development, and fiber properties. *In* : cotton physiology, J. R. Mauney and J. McD. Stewart (eds), The Cotton Foundation, Memphis, pp. 47-56.
- Gosse G., Varlet-Granchet C., Bonhomme R., Chartier M., Allirand J.M et Lemaire G., 1986. Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*, 6 (1): 47-56.
- Guinn, 1982. Causes of square and boll shedding in cotton. *USDA-ARS Tech. Bull.* 1672. U.S., Washington, DC.
- Gutierrez A.P., Falcon L.A., Loew W., Liepzig P.A. et Van Den Bosch R., 1975. An analysis of cotton production in California: a model for acala cotton and the effect of defoliators on its yields. *Environ. Biol.*, 4: 125-136.
- Hake K., El-Zik K.M., Johnson-Hake S. et Mauney J.R., 1990. Cotton growth and development for production agriculture. *Nat. Cotton Council (USA)*, 17 p.
- Hall N.P., Keys A.J., et Merreth M.J., 1978. Ribulose-1,5-diphosphate carboxylase protein during flag leave senescence. *J. Exp. Bot.*, 29: 31-37.
- Hansen P., 1977. Carbohydrate allocation. *In*: Lansberg J.J., Cutting C.V. (eds). *Environmental effects on crop physiology*. London: Butterworths, pp. 29-37.
- Havard M., Abakar O., 2002. Caractéristiques et performance des exploitations agricoles des terroirs de référence du PRASAC au Cameroun. *IRAD/PRASAC*, 27 p.
- Hearn A.B., 1969. Growth and performance of rain grown cotton in a desert environment. I. Morphological development of the crop. *J. Agric. Sci.*, 73: 65-74
- Hearn A.B. et Constable G.A., 1984. Cotton. *In*: P.R. Goldsworthy et N.M. Fisher, *The physiology of tropical crops*, J. Wiley et Sons (ed), New York (USA), pp. 495-527.
- Hearn A.B., 1995. The principles of cotton water relations and their applications in management. *In* Constable G.A. and Forrester N.W., *Challenging the future: proceedings of the world cotton conference-1*, Brisbane, Australia, pp. 66-92.
- Hearn A.B., 1969. Growth and performance of cotton in a desert environment. II. Dry matter production. *J. Agric. Sci., Camb.*, 73: 75-86.
- Hearn A.B. et Room P.M., 1979. Analysis of crop development for cotton pest management. *Prot. Ecol.*, 1: 265-277.
- Heim G., Landsberg J.J., Watson R.L, et Brain P., 1979. Ecophysiology of apple trees: dry matter production and partitioning by young golden delicious trees in France and England. *Journal of Applied Ecology* ,16: 179-94.

- Hendrix D.L., 1990. Carbohydrates and carbohydrate enzymes in developing cotton ovules. *Physiol. Plant.*, 78: 85-92.
- Herrigde D.F. et Pate J.S., 1977. Utilisation of net photosynthesis for nitrogen fixation and protein production in an annual legume. *Plant Physiology*, 60: 759-764
- Hesketh J.D., Baker D.N. et Duncan W.G., 1971. Simulation of growth and yield in cotton: respiration and the carbon balance. *Crop Science*. 11: 394-398.
- Hesketh J.D., Baker D.N. et Duncan W.G., 1972. Simulation of growth and yield in cotton: II. Environmental control of morphogenesis. *Crop Science.*, 12: 436-439
- Heuvelink E., 1995. Effect of plant density on biomass allocation to the fruits of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Scientia Horticulturae*, 64: 193-201.
- Heuvelink E. et Buiskool R.P.M., 1995. Influence of sink-source interaction on dry matter production in tomato. *Annals of Botany*, 75: 381-389.
- Heuvelink E. et Marcelis L.F.M., 1989. Dry matter distribution in tomato and cucumber. *Acta Horticulturae*, 260: 149-57.
- Ho L.C, Grange R.I et Shaw A.F., 1989. Source/sink regulation. In: Baker DA, Milburn JA (eds). *Transport of photoassimilates*. Harlow, Essex: Longman, pp. 306-343.
- Ho L.C. 1979. Regulation of assimilate translocation between leaves and fruits in the tomato. *Annals of Botany*, 43: 437-48.
- Ho L.C., 1988. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 39: 355-78.
- Hodges H.F., Reddy K.R., Mc Kinion J.M. et Reddy V.R., 1993. Temperature effects on cotton. *Bull. Mafes/MSU (Mississippi)*, 90: 15 p.
- Hoking P.J. et Steer B.T., 1994. The distribution of assimilates in tomato with special reference to stem reserves. *Annals of botany* 73: 315-325.
- Holman E.M., 1996. Effect of early-season square loss on cotton (*Gossypium hirsutum* L.) plant development. PhD dissertation, University of Arkansas, 140 p.
- Holman E.M. et Oosterhuis D.M., 1999. Cotton photosynthesis and carbon partitioning in response to floral bud loss due to insect damage. *Crop Science*, 39: 1347-1351.
- Hussein K., Hitimana L., et Perret C., 2005. Economic and social importance of cotton production and trade in West Africa : Role of cotton in regional development, trade livelihoods. SAH/D (2ws) 556p. Paris : Sahel and West Africa Club Secretariat (SWAC/OECD).
- Ihrig, R.A.Jr., Bradley J.R., Van Duyn Jr.J.W., et Herbert A., 1996. The effect of early season terminal bud and square removal in cotton yield in North Carolina. In Duggler P. and Richter D.A., (eds.), *Proceedings Beltwide Cotton Production Research Conferences.*, pp. 941-945.
- Institut de Recherche Agricole du Cameroun (IRA), 1996. Rapport technique – Programme Coton. 42 p.
- International Cotton Advisory Committee (ICAC), 1998. Le coût de la production de coton. The ICAC recorder, 16: 19-24.
- International Cotton Advisory Committee (ICAC). 2002. Cotton production practices. ICAC proceedings of the 61st plenary meeting, Technical Information Section, Cairo, Egypt, 20-25 october 2002.

- International Cotton Advisory Committee. *Cotton World Statistics*, 2005. www.icac.org/cotton_info/publications/samples/stats_ws/english.html.
- Jallas E., Crétenet M., Sequeira R. et Martin P., 1999. Cotons, une nouvelle génération de modèle de simulation des cultures. *Agriculture et Développement*, 22: 35-46.
- Jallas E., 1991. Modélisation du développement et de la croissance du cotonnier. Mémoire de DEA, INA-PG, Paris. 45 p.
- Javaid I., 1990. Application of insecticides on cotton in Zambia : timing of spray applications. *Tropical Pest Management*. 36 (1): 1-9.
- Jenkins J.N., McCarty J.C.Jr. et Parrott W.L., 1990. Effectiveness of fruiting sites in cotton yield. *Crop Science*, 30: 365-369.
- Joham H.E., 1986. Effects of nutrient elements on fruiting efficiency. *In* : Cotton physiology, J.R. Mauney & J.McD. Stewart (eds), The Cotton Foundation (Memphis), pp. 79-91.
- Joly A., 1978. Apparition d'une déficience magnésienne sur cotonnier au nord Bénin. *Coton et Fibres Tropicales*, 33 (2) : 211-227.
- Jones M.A, Wells R. et Guthrie D.S., 1996. Cotton response to seasonal patterns of flower removal : II. Growth and dry matter allocation. *Crop Science*, 36: 639-645.
- Kasemsap P., Crozat Y. et Satakhun D., 1997. Influence of position on relationship between net photosynthesis rate and age of cotton leaf. *In*: Proceeding of the Beltwide Cotton Conference, 2: 1427-1431.
- Kallarackal J. et Milburn J.A., 1984. Specific mass transfer and sink-controlled phloem translocation in castor bean. *Australian journal of Plant Physiology*, 11: 483-490.
- Kennedy C.W., Smith W.C., et Jones J.E., 1986 . Effect of early season square removal on three leaf types of cotton. *Crop Science*, 26, 139-145.
- Kennedy C.W., Smith W.C., et Jones J.E., 1991. Chemical efficacy of early square removal and subsequent productivity of superokra-leaf cotton. *Crop Sci.*, 31, 791-796.
- Kerby T.A., Buxton D.R. et Matsuda K., 1980. Carbon source sink relationships within the narrow-row cotton canopy. *Crop Science*, 20: 208-213.
- Kerby T.A., et Keely M., 1993. Optimum plant development for yield. *In* In Herber D.J., and Richter D .A., (eds.), *Proceedings Beltwide Cotton Production Research Conferences*. pp. 69-71
- Kincade R.T., Laster M.L., et Brazzel J.R., 1970. Effect on cotton yield of various levels of simulated *Heliothis* damage to squares and bolls. *Journal of Economic Entomology*, 63: 613-615.
- Kletter E. et Wallach D., 1982. Effects of fruiting form removal on cotton reproductive development. *Field Crop Research*, 5: 69-84.
- Lacape J.M, Bachelier B. et Klassou C., 1992. Amélioration variétale et technologie cotonnière au Cameroun. Rapport d'activité annuelle. IRA Maroua-Cameroun.
- Lacape J.M., 1998. Analyse écophysiological de la réponse de variétés de cotonnier au déficit hydrique. Thèse de doctorat, ENSA de Montpellier, 120 p. + annexes.
- Lambers H., 1985. Respiration in intact plants and tissues: its regulation and dependence on environmental factors, metabolism and invaded organisms. *In*: Douce DA, Day DA, (eds). *Encyclopedia of Plant Physiology*. New series, Berlin: Springer Verlag, 18: 418-73.

- Lang A. et Düring H., 1991. Partitioning control by water potential gradient: evidence for compartmentation breakdown in grape berries. *Journal of Experimental Botany*, 42: 1117-1122.
- Leffler H.R., 1976. Development of cotton fruit. I. Accumulation and distribution of dry matter. *Agronomy Journal*. 68: 855-857.
- Lei T.T. et Gaff N., 2003. Recovery from terminal and fruit damage by dry season cotton crops in tropical Australia. *Journal of Economic Entomology*, 96 (3): 730-736.
- Lei T.T., 2002. Cotton (*Gossypium hirsutum*) response to simulated damage by *Helicoverpa* spp. larvae. *J. Cot. Sci.*, 6: 119-125.
- Lenz F., 1979. Fruit effects on photosynthesis: light- and dark-respiration. *In*: Marcelle R, Clijsters H, van Poucke M, (eds). *Photosynthesis and plant development*. The Hague: Dr W Junk Publishers, 271-281.
- Lieth J.H., Arkin G.F., Hearn A.B. et Jackson B.S., 1986. Modeling cotton fruiting form abscission. *Agronomy Journal*. 78: 730-735.
- M'Biandoun M., 1990. Zonage agroclimatique du risque de sécheresse régionale: le cas du Nord-Cameroun. CNEARC-ESAT, mémoire d'ingénieur en agronomie tropicale. 36 p.
- Mann J.E., Turnipseed S.G., Sullivan M.J., Adler P.H., Durant J.A., et May O.L., 1997. Effects of early-season loss of Flower buds on yield, quality, and maturity of cotton in South California. *J. Econ. Entomol.* 90, 5, 1324-1331.
- Marani A., 1979. Growth rate of cotton bolls and their components. *Field Crops Research*, 2: 169-175.
- Marcelis L.F.M et Baan Hofman-Eijer L.R., 1993. Effect of temperature on the growth of individual cucumber fruits. *Physiologia Plantarum*, 87: 313-20.
- Marcelis L.F.M. et Baan Hofman-Eijer LR., 1995. Growth and maintenance respiratory costs of cucumber fruits as affected by temperature, and ontogeny and size of the fruits. *Physiologia Plantarum* 93: 484-92.
- Marcelis L.F.M., 1996. Sink strength as a determinant of dry-matter partitioning in the whole plant. *Journal of Experimental Botany*, Special Issue, 47: 1281-1291.
- Marcelis L.F.M., 1993b. Simulation of biomass allocation in greenhouse crops – a review. *Acta Horticulturae* 328: 49-67.
- Marcelis L.F.M., 1993a. Fruit growth and biomass allocation to the fruits in cucumber. 2. Effect of irradiance. *Scientia Horticulturae*, 54: 123-30.
- Marcelis L.F.M., 1994. A simulation model for dry matter partitioning in cucumber. *Annals of Botany*, 74: 43-52.
- Marcelis L.F.M. 1992., Non destructive measurements and growth analysis of the cucumber fruit. *Journal of Horticultural Science*, 67: 457-464.
- Martin T., Ochou G. O., N'klo F.H., Vassal J.M. et Vaissayre M., 2000. Pyrethroid resistance in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner), in West Africa. *Pest. Manag. Sci.* 56: 549-554
- Mason T.G., 1922. Growth and abscission in sea Island cotton. *Ann. Bot.*, 36: 457-483.
- Matthews G.A. et Tungstall J.P (eds), 1994. *Insect pests of cotton*. Wallingford : CAB International.

- Mauney J.R., 1986. Vegetative growth and development of fruiting sites. *In*: Mauney J.R. and Steward Mc D., Cotton physiology, The Cotton found. ref. book series 1, Tennessee (USA) : pp. 11-28.
- Mauney J.R., 1966. Floral initiation of upland cotton *Gossypium hirsutum* L. in response to temperatures. *Journal of Experimental Botany*, 17: 452-459
- Mauney J.R., 1984. Anatomy and morphology of cultivated cottons. *In* R.J. Kohel and C.F. Lewis, Cotton, Am. Soc. Agron. Agronomy series 24, Madison, USA, pp. 59-81.
- McMichael B.L. et Hesketh J.D., 1982. Field investigations of the response of cotton to water deficits. *Field Crops Research*, 5: 319-333.
- McKinion J.M., Jones J.W., Hesketh J.D., Lane H.C. et Thompson A.C., 1975. Simulation of plant growth: morphogenetic control of leaf area expansion. *Proceedings of Beltwide Cotton Production Research Conference*, pp. 56-61.
- McMichael B.L., 1986. Growth of root. *In* : Cotton physiology, J.R. Mauney et J.McD. Stewart (eds), The Cotton Foundation (Memphis), pp 29-38.
- Milroy S.P. et Bange M.P., 2003. Nitrogen and light responses of cotton photosynthesis and implications for crop growth. *Crop science*, 43: 904-913.
- Milroy S.P., Bange M.P. et Sadras V., 2001. Profiles of leaf nitrogen and light in reproductive canopies of cotton (*Gossypium hirsutum*). *Annals of Botany*, 87: 325-333.
- Minchin P.E.H. et Thorpe M.R., 1993. Sink strength: a misnomer, and best forgotten. *Plant, Cell and Environment*, 16: 1039-1040.
- Monteith J.L., 1977. Climate and efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 281: 277-294.
- Montez, G.H. et Goodell P.B., 1994. Yield compensation in cotton with early season square loss. *In* Herber D.J., and Richter D.A., (eds.), *Proceedings Beltwide Cotton Production Research Conferences*, pp. 916-919.
- Mutsaers H.J.W., 1983. Leaf growth in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) 1. Growth in area of main-stem and sympodial leaves. *Annals of Botany*, 51: 503-520.
- Mutsaers H.J.W., 1976. Growth and assimilate conversion of cotton bolls (*Gossypium hirsutum* L.). I. Growth of fruits and substrate demand. *Annals of Botany*, 40: 301-315.
- Namken L.N. et King E.G., 1991. Cotton fruiting response to early season ethephon applications. *In* Herber D.J. and Richter D.A. (eds.), *Proceedings Beltwide Cotton Production Research Conferences*, pp.1019-1023.
- Ney B., Duthion C. et Fontaine E., 1993. Timing of reproductive abortions in relation to cell division, water content, and growth of pea seeds. *Crop Science*, 33: 267-170.
- Ney B., 1994. Modélisation de la croissance aérienne d'un peuplement de pois. *In* Agrophysiologie du pois protéagineux. UNIP-ITCF-INRA, pp. 39-48.
- Nibouche S., Beyo J., Brévault T., Crétenet M., Gozé E., Jallas E., Martin P. et Moussa A.A., 2003. Cotton bollworm economic injury levels based on crop model predictions : another use of the COTONS model. *In*: *Proceedings of the third World Cotton Research Conference*, Cape Town, South Africa, 2003 march 9-13.
- Nielsen T.H, et Veierskov B., 1988. Distribution of dry matter in sweet pepper plants (*Capsicum annum* L.) during the juvenile and generative growth phases. *Scientia Horticulturae*, 35: 179-787.

- Ochou, O. G., 1994. Decision making for cotton insect pest management in Ivory Coast. PhD Dissertation, Imperial college, University of London UK, 306 p.
- Oerke E.C., 2004. Safeguarding production – losses in major crops and the role of crop protection. *Crop prot.*, 23: 275-285.
- Oliver J.C., 1986. Fleuves et rivières du Cameroun. ORSTOM, Coll. Monographies hydrologiques n° 9, Paris. 733 P.
- Oosterhuis D.M., Bourland F.M. et Tugwell N.P., 1993. Physiological basis for the node above white flower. Cotton monitoring system. *In*: Brown J.M. (ed.), Proceedings of Beltwide Cotton Production Conference, National Council of America, Memphis (USA), pp. 1181-1183.
- Oparka K.J. et Davis H.V., 1985. Translocation of assimilate within and between potato stems. *Annals of Botany*, 56: 45-54
- Parry G., 1982. Le cotonnier et ses produits. *In* : Maisonneuve et Larose (France), 502 p.
- Parvin D.W., 1992. The economics of the termination of insect control. *In*: Herber D.J., and Richter D.A., (eds.), Proceedings Beltwide Cotton Production Research Conferences, pp. 421-422.
- Patrick J.W., 1988. Assimilate partitioning in relation to crop productivity. *Hort. Science*, 23: 1019-1020.
- Patrick J. W., 1993. Sink strength : whole plant considerations. *Plant, Cell and Environment*, 16: 1019-20.
- Pavel E.W. et DeJong T.M., 1993. Estimating the photosynthetic contribution of developing peach (*Prunus persica*) fruits to their growth and maintenance carbohydrate requirements. *Physiologia Plantarum*, 88: 331-338.
- Pedigo L.P., Hutchins S.H. et Higley L.G., 1986. Economic Injury Levels in theory and practice. *Annual Review of Entomology*, 31: 341-368
- Peng S. et Krieg D.R., 1991. Single leaf and canopy photosynthesis response to plant age in cotton. *Agronomy Journal*, 83: 704-708.
- Penning de Vries F.W.T, Brunsting A.H.M et Van laar H.H., 1974. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. *Journal of Theoretical Biology*, 45: 339-347.
- Pettigrew W.T., 1994. Source-to-sink manipulation effects on cotton lint yield and yield components. *Agronomy Journal*, 86: 731-735.
- Pettigrew W.T., Heitholt, J.J., et Meredith J.W.R., 1992. Early season floral bud removal and cotton growth, yield and fiber quality. *Agronomy Journal*, 84: 209-214.
- Pissioura J.B., 1979. Accountability, philosophy and plant physiology. *Search*, 10: 347-350
- Plapp F.W.Jr., Jackman J.A., Campanhola C., Frisbie R.E., Graves J.B., Luttrell R.G., Kitten W.F., et Wall M., 1990. Monitoring and management of pyrethroid resistance in the tobacco budworm. (*Lepidoptera Noctuidae*) in Texas, Mississippi, Louisiana, Arkansas and Oklahoma. *J. Econ. Entomol.*, 83: 335-341.
- PRASAC, 1999. Synthèse du diagnostic global PRASAC au Nord-Cameroun. Garoua, IRAD/PRASAC, 36 p. + annexes.
- Radin J.W., Mauney J.R. et Guinn G., 1985. Effects of N fertility on plant water relations and stomatal responses to water stress in irrigated cotton. *Crop Science*, 25 (1): 110-114

- Rawson H.M., Constable G.A. et Hove G.N., 1980. Carbon production of sunflower cultivars in field and controlled environments. II. Leaf growth. *Australian Journal of Plant Physiology*, 7: 575-586.
- Reddy V.R., Baker D.N., Whisler F.D., Wanjura D.F., Barker G.L. et McKinion J.M., 1987. Yield and productivity in cotton-systems analysis of factors affecting crop yields. *Rapport USDA-ARS (Mississippi)*, 136 p.
- Renou A. et Deguine J.P., 1992. Ravageurs et protection de la culture cotonnière au Cameroun. *Coton et fibres Tropicales (Supplément)*, 13: 51 p.
- Richard L., 1981. Rôle de la matière organique et du potassium échangeable dans la réponse des cultures à la fertilisation potassique. *Coton et Fibres Tropicales*, 36 (2) : 197-198.
- Richardson P.T et McAneny K.J., 1990. Influence of fruit number on fruit weight and yield of kiwifruit. *Scientia Horticulturae*, 42: 233-41.
- Rosenthal W.D et Gerik T.J., 1991. Radiation use efficiency among cotton cultivars. *Agronomy Journal*, 83: 655-658.
- Roupsard M., 1987. Nord-Cameroun, ouverture et développement. Thèse de docteur ès Lettres et Sciences Humaines. Université Paris X, Nanterre, 512 p.
- Russell C.R. et Moris D.A., 1983. Patterns of assimilate distribution and source-sink relationships in the young reproductive tomato plant (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Annals of Botany*, 52: 357-363.
- Russell D., 2004. Integrated pest management for insect pest of cotton in less developed countries. *In* : Horowitz A.R., Ishaaya I., (eds). *Insect Pest Management. Field and Protected Crops*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Sadras V.O., 1996. Cotton compensatory growth after loss of reproductive organs as affected by availability of resources and duration of recovery period. *Oecologia*, 106: 432-439
- Sadras V.O., 1995. Compensation growth in cotton after loss of reproductive organs. *Field Crops Research*, 40: 1-18.
- Schapendonk A.H.C.M. et Brouwer P., 1984. Fruit growth of cucumber in relation to assimilate supply and sink activity. *Scientia Horticulturae*, 23: 21-33.
- Seguy L., Bouzinac S., Pacheo S. et Klutchconski J., 1989. Des modes de gestions mécanisés des sols et des cultures aux techniques de gestion en semis direct, sans travail du sol, appliquées aux céréales du Centre-Ouest Brésiliens. Cirad-Irat, Embrapa, Montpellier (France), 165 p.
- Sha M., Danforth D.M., Tugwell N.P., et Cochran M.J., 1998. Plant-based economic injury level for assessing economic thresholds in early-season cotton. *Journal of Cotton Science*, 2: 35-52
- Showler A.T. et Greenberg S.M., 2003. Effects of weeds on selected arthropod herbivore and natural enemy populations, and on cotton growth and yield. *J. environ. Entomol.*, 32: 39-50.
- Sinclair T.R. et Horie T., 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis and crop radiation use efficiency : a review. *Crop Science*, 29: 90-98.
- Sodécoton, 2005. Rapport de campagne de commercialisation. 68 p.
- Stapleton H.N., Buxton D.R., Watson F.L., Nolting D.J. et Baker D.N., 1973. Cotton: a computer simulation of cotton growth. *Agric. Exp. Stn, Univ. Arizona, Tech. Bull.*, 206: 124p.

- Stewart J.McD., 1986. Integrated events in the flower and fruit. *In* : Mauney J.R. et Stewart J.McD., Cotton physiology, The Cotton found. ref. book series 1, Tennessee (USA), pp. 261-300.
- Stewart S.D., Layton M.B., Williams M.R. et Maily W., 2001. Response of cotton to prebloom square loss. *Journal of Economic Entomology*, 94 (2): 388-396.
- Terry L.I., 1992. Effect of early season insecticide use and square removal on fruiting patterns and fiber quality of cotton. *J. Econ. Entomol.*, 85, 1402-1412.
- Thornley J.H.M. et Hesketh J.D., 1972. Growth and respiration in cotton bolls. *J. Appl. Ecol.*, 9: 315-317.
- Thornley J.H.M., 1970. Respiration, growth and maintenance in plants. *Nature*, 227: 304-305
- Trumble J.T., Kolodny-Hirsch D.M. et Ting I.P., 1993. *Annual Review of Entomology*, 38: 93-119.
- Turner N.C. et Kramer P.J., 1980. Adaptation of plants to water and high temperature stress: summary and synthesis, Wiley Interscience Publication, 419 p.
- Ungar E.D., Wallach D. et Kletter E., 1987. Cotton response to bud and boll removal. *Agronomy Journal*, 79: 491-497.
- Vaissayre M. et Cauquil J., 2000. Principaux ravageurs du cotonnier en Afrique au sud Sahara. Guide illustré (CIRAD), 60 p.
- Vaissayre M., Martin T. et Vassal J.M., 1998. Pyrethroid resistance in the bollworm *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in West Africa. *In*: Gillham, F.M. (ed) Proceedings of the World Cotton Research Conference-2, Athens, September 6-12 1998, volume 2. Cotton Research Institute, Thessaloniki, Greece. pp. 701-705.
- Vaissayre M., Ochou G.O., Hema O.S.A. et Togola M., 2006. Quelles stratégies pour une gestion durable des ravageurs du cotonnier en Afrique sub-saharienne. *Cahiers Agricultures*, 15 (1) : 80-84.
- Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Chartier M., et Artis P., 1982. Efficience de conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal. *Acta Oecol., Oecol. Plant.*, 3: 3-26.
- Varlet-Grancher C., Gosse G., Chartier M., Sinoquet H., Bonhomme R. et Allirand J.M., 1989. Mise au point : rayonnement solaire absorbé ou intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*, 9 : 419-439.
- Verkleij F.N et Challa H., 1988. Diurnal export and carbon economy in an expanding source of leaf of cucumber at contrasting source and sink temperature. *Physiologia Plantarum*, 74: 284-93.
- Vertregt N. et Penning de Vries F.W.T., 1987. A rapid method for determining the efficiency of biosynthesis of plant biomass. *Journal of Theoretical Biology*, 128 :109-19.
- Wallach D., 1978. A simple model of cotton yield development. *Field Crops Research*, 1: 269-281.
- Walton E.F. et DeJong T.M., 1990. Estimating the bioenergetic cost of a developing kiwifruit berry and its growth and maintenance respiration components. *Annals of Botany*, 66: 417-24.
- Wardlaw I.F., 1970. The early stages of grain development in wheat: response to light and temperature in a single variety. *Australian Journal of Biological Sciences*, 23: 765-74.
- Wardlaw I.F., 1990. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist*, 116: 341-381.

- Wareing P.F et Patrick J., 1975. Source-sink relations and the partition of assimilates in the plant. *In*: Cooper J.P (ed). Photosynthesis and productivity in different environments. Cambridge University Press, pp. 48-99.
- Warren Wilson J., 1972. Control of crop processes *In* : Rees AR, Cockshull KE, Hand DW, Hurd RG, eds. Crop processes in controlled environments. London : Academic Press, pp. 7-30.
- Wells R., 1988. Response of leaf ontogeny and photosynthetic activity to reproductive growth in cotton. *Plant Physiology*, 87: 274-279.
- Wells R., 1991. Soybean growth response to plant density : relationships among canopy photosynthesis , leaf area, and light interception. *Crop Science*, 31: 755-761.
- Wells R. et Meredith W.R.Jr., 1984. Comparative growth of obsolete and modern cotton cultivars. II. Reproductive dry matter partitioning. *Crop Science*, 24: 863-868.
- Wolswinkel P., 1985. Phloem unloading and turgor-sensitive transport : factors involved in sink control of assimilate partitioning. *Physiologia Plantarum*, 65 : 331-9.
- Wulschleger S.D. et Oosterhuis D.M., 1990. Photosynthetic carbon production and use by developing cotton leaves and bolls. *Crop Science*, 30: 1259-1264.
- Yoshioka H. et Takahashi K., 1979. Studies on the translocation and accumulation of photosynthates in fruit vegetables. II. The translocation and distribution of ^{14}C - photosynthates in tomato plants during reproductive development and effects of topping and shading. *Bulletin of the Vegetable and Ornamental Crops Research Station Japan A6*, pp. 71-84.
- Yoshioka H. et Takahashi K., 1981. Studies on the translocation and accumulation of photosynthates in fruit vegetables. V. Translocation of photosynthates in a day, and effects of light conditions and night temperature on translocation and distribution of ^{14}C photosynthates in tomato plants. *Bulletin of the Vegetable and Ornamental Crops Research Station Japan A9*, pp. 63-81.
- YueQiang L., WeiJian X., HongTuo W. et ChengFa S., 2003. Physiological mechanism of over-compensation by cotton plants for simulated bollworm infestation on early squares. *Acta Entomologica Sinica*, 46 (3): 267-271.
- Zoundi J.S., Hussein K. et Hitimana L., 2006. Libéralisation de la filière coton et innovation agricole en Afrique de l'Ouest. *Cahiers Agricultures*, 15 (1): 17-21.

ANNEXES

Annexe 1-1a : Photo d'une larve d'*Helicoverpa armigera* sur un bouton floral.

(cliché, Vaissayre M.)



Annexe 1-1b : Photo d'une larve d'*Helicoverpa armigera* sur une jeune capsule.

(Cliché Vaissayre M.)

Annexe 1-2 : dégât de *Diparopsis watersi* sur une capsule (Cliché Vaissayre M.)



Annexe 1-3 : dégât d'*Earias* sur une capsule (Cliché Vaissayre M.)



Annexe 1-4 : Evolution des stratégies de lutte chimique contre les ravageurs du cotonnier en Afrique Francophone (Ferron et al., 2006)

Lutte chimique	Modalités d'application
1. Traitements chimiques à ultra-bas volume (UBV, 1 à 3 litres/ha)	Programme d'application dite « sur calendrier » comprenant 5 à 6 pulvérisations espacées de 14 jours à partir de 42-45 jours de végétation. Les solutions à pulvériser contiennent une association d'insecticides (pyréthrinéoïde et organophosphoré) prête à l'emploi.
2. Traitements chimiques à très bas volume (TBV à 10 litres/ha)	Programme d'application sur calendrier dit « dose x fréquence », caractérisé par une augmentation de la fréquence des traitements (tous les 7 jours) et une réduction au tiers de la dose prévue dans le programme à UBV.
3. Traitements chimiques étagés	Programme d'application sur calendrier où les doses de matières actives à utiliser sont déterminées d'après des observations sur les ravageurs faites au champ ; les traitements sont réalisés en TBV à 10 litres/ha, les matières actives étant déterminées à l'avance pour chaque traitement.
4. Traitements chimiques étagés et ciblés (LEC, lutte étagée ciblée)	Programme d'application sur calendrier, où le choix de matières actives comme celui des doses est déterminé d'après des observations sur les ravageurs faites au champ ; les traitements sont réalisés en TBV à 10 litres/ha, le lendemain de ces observations.
5. Traitements chimiques sur seuils d'intervention <i>sensu stricto</i>	Programme de protection dont les dates d'application, les matières actives et leurs doses d'application sont déterminées en fonction d'observations sur les ravageurs faites au champ.

Annexe 1-5 : Gestion intégrée des ravageurs du cotonnier - Cas de l'Australie -
(Ferron et al., 2006).

1. Du semis à la récolte :

- prévoir l'implantation de plantes pièges, pour détruire avec un biopesticide (NPV), les jeunes chenilles d'*Helicoverpa armigera* issues de forme diapausantes, et pour contenir les populations du *Miride Creontiades dilutus*
- semer du cotonnier génétiquement modifié (coton Bt), à une date optimale fonction des conditions climatiques et risques phytosanitaires locaux (acariens, pucerons et thrips) ;
- échantillonner régulièrement les populations de ravageurs et d'auxiliaires, ainsi que les dégâts sur la culture ;
- tenir compte du ratio entre populations de prédateurs indigènes et de ravageurs ; favoriser les pullulations de prédateurs par des cultures intercalaires, ou encore les attirer dans les champs de cotonnier par épandage d'une nourriture artificielle attractive ;
- moduler la notion de seuil d'intervention en fonction des capacités du cotonnier à compenser les dégâts occasionnés par les ravageurs ;
- gérer la fumure et l'irrigation pour éviter un développement végétatif excessif du cotonnier ; en cas de nécessité, recourir aux régulateurs de croissance ;
- préférer les insecticides sélectifs (spinosad, emamectin, indoxacarb, pymétrozine, diafenthiuron, methoxyfenoside), utilisés d'une façon séquentielle suivant de stricts créneaux d'application « Windows of the Australian resistance management strategy » et en limitant les traitements aux seules parcelles réellement à risque « site-specific management ».

2. Après la récolte :

- détruire les formes diapausantes d'*H. armigera* par un travail approprié de sol ;
- gérer les repousses de mauvaises herbes et de cotonnier, qui peuvent jouer le rôle de plante hôte pour des ravageurs comme pour des agents phytopathogènes ;
- prévoir une rotation des cultures ;
- gérer champ par champ la teneur des sols en azote ;
- choisir la variété de cotonnier à semer en fonction des caractéristiques pédoclimatiques et parasitaires locales ;
- procéder au réglage optimal des pulvérisateurs pour limiter les problèmes de dérives lors des traitements ;
- soigner la préparation du lit de semence et sélectionner les traitements de semence appropriés.



Annexe 2-1 : Carte de la zone cotonnière du Cameroun, indiquant les différentes régions de la Sodécoton en 2004.

Plant Mapping : Fiche d'observation

Parcelle n° :

Date :

Branches fructifères

Plant n° : _____

Hauteur : _____

feuilles

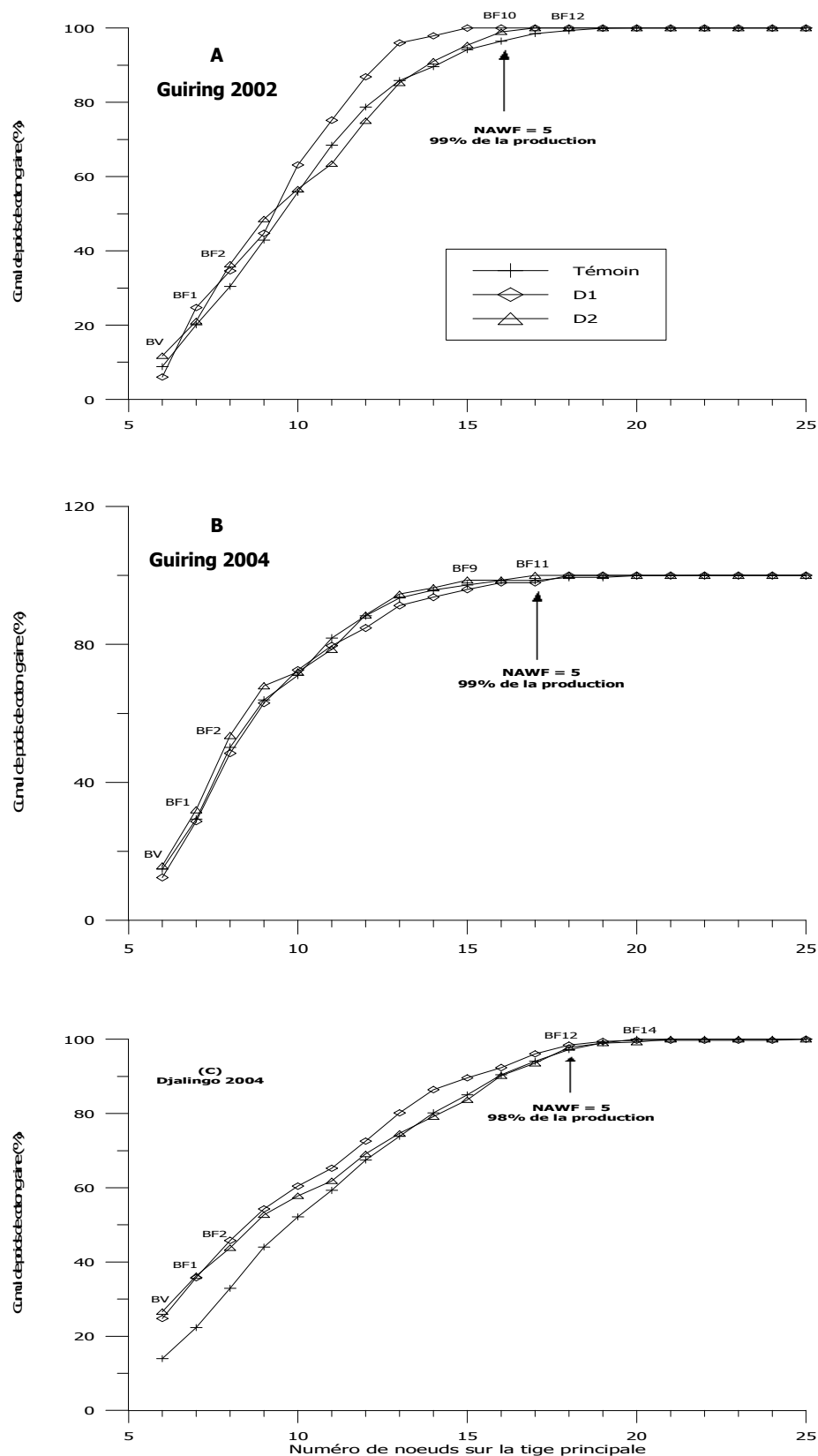
sites fructifères

S : bouton floral
F : fleur
C : capsule verte
O : caps. ouverte
M : caps. momifié
X : abscissé
✓ : feuille présente

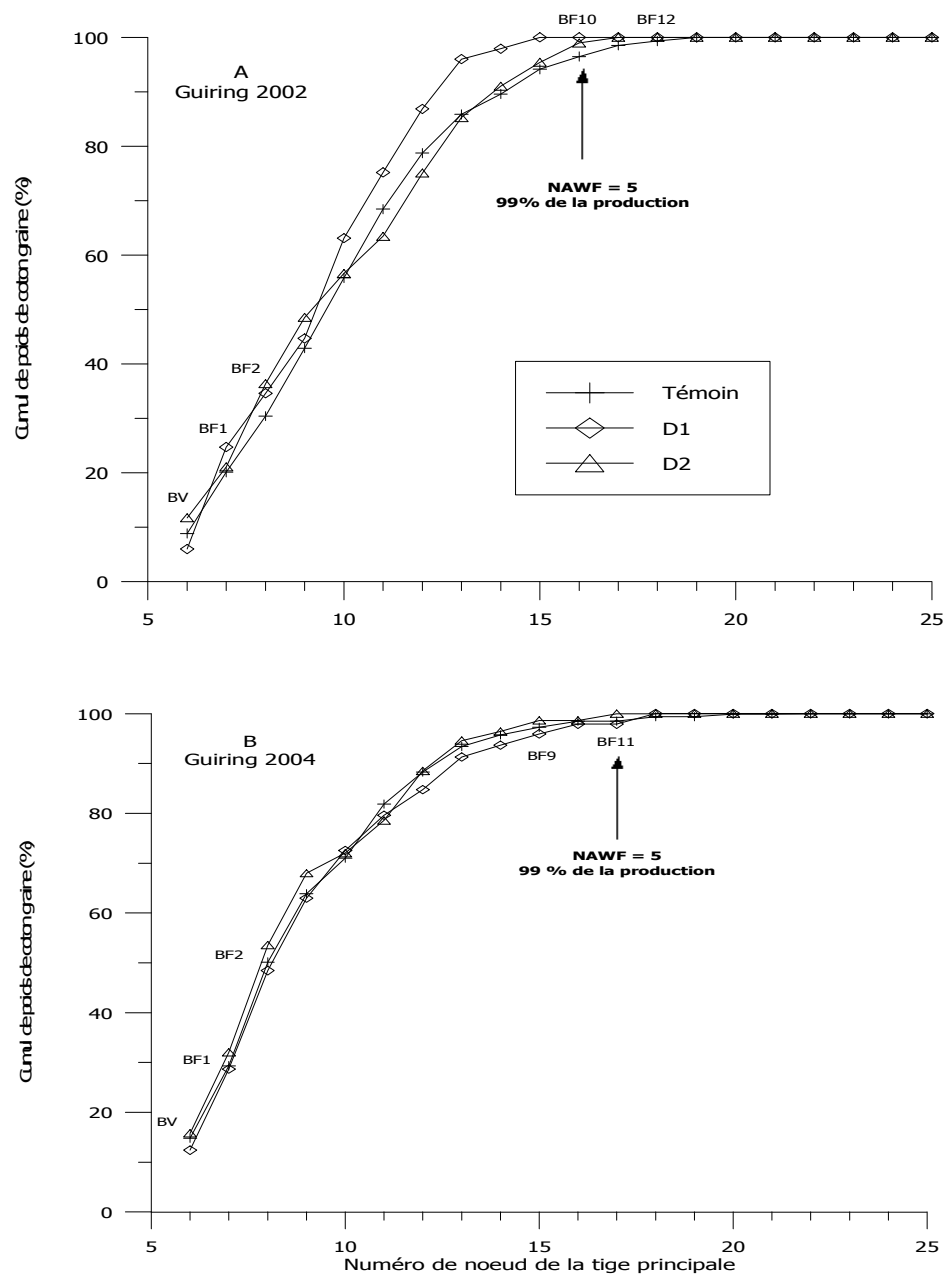
n° nœud de la 1ère B.F.

Annexe 4-1 : Modèle de fiche de suivi du développement reproducteur chez le cotonnier.
Cette fiche ne montre que les BF directement insérés sur la tige principale. Le même modèle est utilisé pour le suivi des BF sur chacune des branches végétatives.

Les cases rondes représentent les sites fructifères à remplir par le type d'organe présent (S,F,C,O ou M) ou abscissé (X). Les cases rectangulaires représentent les feuilles dont on précise à chaque date d'observation la présence ou l'absence par les symboles ✓ ou X.



Annexe 5-1 : Contribution relative des nœuds de la tige principale à la production de coton-graine sur un plant moyen, en fonction des niveaux de dégâts d'insecte simulés. Dispositif 1. Valeurs moyennes de 16 plantes par niveau de dégâts.



Annexe 5-2 : Contribution relative des nœuds de la tige principale à la production de coton-graine sur un plant moyen, en fonction des niveaux de dégâts d’insecte simulés. Dispositif 2.
Valeurs moyennes de 16 plantes par niveau de dégâts.

Analyse agro-physiologique de la réponse du cotonnier (*Gossypium hirsutum* L.) aux dégâts de lépidoptères carpophages dans les savanes du Nord Cameroun.

RESUME

La durabilité et la rentabilité de la culture cotonnière requièrent une gestion intégrée des ravageurs impliquant des mécanismes de régulation naturelle par la plante. Des expérimentations conduites dans la zone cotonnière au Nord Cameroun entre 2002 et 2004 ont permis d'évaluer l'aptitude de la variété la plus cultivée (IRMA A1239), à compenser les pertes d'organes floraux induits par des attaques simulées des lépidoptères carpophages en début de floraison. La production de carbone a été estimée à l'aide de deux modèles : l'un basé sur le rendement énergétique à l'échelle du couvert, et l'autre basé sur l'âge et les propriétés de la feuille. Les besoins en assimilats des organes reproducteurs ont été estimés à partir de leur taux de croissance potentielle. Dans les parcelles semées tardivement, les dégâts d'insectes ont significativement réduit la production de coton graine, mais n'ont eu aucun effet sur le rendement dans les parcelles semées précocement. L'étude de la dynamique du développement fructifère a révélé que la compensation des pertes d'organes dans le cas des semis précoces, est due à l'augmentation des taux de rétention des capsules sur branches végétatives, ainsi que sur les positions distales ($P \geq 2$) des branches fructifères primaires. L'analyse de la production et de la répartition du carbone a montré que les dégâts d'insectes n'affectent pas la production de matière sèche aérienne, mais réduisent significativement les ressources carbonées allouées aux organes reproducteurs pendant la période post-dégâts. Le taux d'abscission des organes reproducteurs pendant la période de récupération, est corrélé avec le niveau de compétition trophique imposé par les organes fructifères.

Mots clés : cotonnier, compensation, carbone, lépidoptères carpophages, contrainte hydrique.

Agrophysiological response of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) to bollworm damage in Northern Cameroon

SUMMARY

The durability and profitability of cotton culture requires integrated pest management which entail natural regulation mechanisms by the plant. Experiments were conducted in the cotton area in Northern Cameroon between 2002 and 2004. The aim of this study was to evaluate the ability of the most cultivated variety (IRMA A1239) to compensate for simulated bollworm attacks at the beginning of the flowering. Carbon production was estimated by using two models: the first based on the energetic yield of the crop, and the other based on the age and properties of the leaf. The allocation assimilates to the reproductive organs was estimated based on their potential growth. Results indicated that insect damages significantly reduced cotton-seed yield when crops were sown late, but they had no effect on yield in early sown crops. Analysis of fruit development pattern revealed that compensation in early sown crops was due to the increase of boll retention on the vegetative branches, and on distal positions of primary fruiting branches. Simulated insect damages did not affect carbon production, but significantly reduces carbon resources demand by reproductive organs during the recovery period. Boll abscission rates during the recovery period were correlated with the level of assimilates competition imposed by reproductive organs.

Key words : cotton, bollworm, compensation, carbon, water deficit